Download from The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum

Über den Kork und verkorkte Gewebe überhaupt.

Von Dr. **Franz v. Höhnel.**

(Mit 2 Tafeln.)

Übersicht des Inhaltes.

Download from The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum

Eine der auffallendsten Lücken der bisherigen histologischen Kenntnisse war die bezüglich des Korkgewebes.

Die Ursache davon lag wohl hauptsächlich in dem bisherigen Unvermögen, die wichtigsten Zellwandstoffe, namentlich aber Holzstoff und Korkstoff scharf und sicher von einander zu unterscheiden.

Wenn ich daher, angeregt durch Prof. De Bary, an die Aufgabe heran trat, das fertige Korkgewebe in mehrfacher Richtung, zunächst aber histologisch zu untersuchen, so musste ich mir zuerst mikrochemische Holz- und Korkstoff-Reagentien verschaffen; erst dann konnte ich untersuchen, welche Vertheilung genannte und andere Zellwandstoffe in der Korkwand haben. Hatte ich solche Reagentien, so konnte ich auch das Korkgewebe als Ganzes damit prüfen und ebenso war es mir dann möglich, andere Gewebe auf ihren Gehalt, namentlich an Korkstoff, zu untersuchen.

Bei Gelegenheit dieser Untersuchungen mussten sich, natürlich bei nicht allzu einseitigem Augenmerk, auch sich auf andere Punkte bezügliche Nebenresultate ergeben, die sich theils auf die Morphologie überhaupt, theils auf die Mikrochemie des Zellinhaltes u. s. w. beziehen.

Die eminent physiologische Bedeutung verkorkter Gewebe überhaupt veranlasste mich auch zu einigen physiologischen Excursen, die sich zunächst namentlich an die Auffindung von unverkorkten Gewebslagen mitten im Korke knüpfen.

Was den historischen Theil der Abhandlung betrifft, so ist derselbe insoferne unvollständig, als ich De Bary's Handbuch leider nicht mehr benützen konnte. Nicht nur, dass die ganze Arbeit schon vor dem Erscheinen des Werkes beendigt war, sondern ich bekam dasselbe auch erst in die Hände, als das Manuscript dieser Arbeit mir schon fertig vorlag.

In diesem Werke findet sich aber, wie der geehrte Leser wohl schon weiss, überhaupt das Ausführlichste und Beste, was bisher namentlich über die Mikrochemie der Korkzellwand geleistet wurde. Ich muss desshalb Autor wie Leser um Entschuldigung bitten.

Was ich daher von De Bary'schen Ausdrücken, wie z. B. Endodermis, gebraucht habe, entlehne ich mündlichen Mittheilungen des Herrn Autors.

Download from The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum

Ich schliesse nun mit dem Bemerken, dass ich vorliegende Arbeit in Prof. De Bary's Laboratorium zu Strassburg ausgeführt habe, und indem ich meinem hochverehrten Lehrer, der mich in vielfacher Beziehung unterstützte, meinen innigsten Dank ausspreche.

I. Einleitung.

1. Historisches über den Kork, und Fragestellung.

Der Bouteillenkork war eines der ersten Objecte der mikroscopischen Untersuchung und schon Hooke[1] studirte ihn und erkannte seinen zelligen Bau. Seitdem ist er, wie leicht begreiflich, vielfach untersucht worden, ohne dass er in der jüngsten Zeit zu den best bekannten Objecten anatomischer Untersuchung gehörte, denn man blieb vollkommen im Unklaren über die Zusammensetzung seiner Zellwandungen.

Aber auch was den Bau und die Entstehung des Korkes überhaupt als ganzes Gewebe betrifft, so sind es erst wenige Jahrzehnte her, dass Mohl[2] in seiner denkwürdigen Arbeit „Untersuchungen über die Entwicklung des Korkes und der Borke auf der Rinde der baumartigen Dikotylen“ zeigte, dass der Kork (und die von ihm Periderm genannte Modification desselben) eine ganz allgemeine Erscheinung bei den Holzpflanzen ist, und dass die Borkenbildung durch Entstehung von Korklamellen im Inneren der Rinde zu Stande komme. Bis dahin hatte man die Borkenbildung als einen einfachen Vertrocknungs- und Zerreissungsvorgang in den äusseren Rindenschichten gehalten. An zahlreichen Beispielen der verschiedensten Art lehrte Mohl mehrere Modificationen dieses Vorganges kennen und legte alles principiell Wichtige vollkommen klar, so dass den späteren Bearbeitern der

---

[1] Sachs, Geschichte der Botanik, p. 247.

[2] Mohl, Vermischte Schriften. Hier ist die ältere Literatur über Kork und Borke ausführlich besprochen.

Download from The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum

Rinde nur Spärliches noch überblieb; so Hanstein,[1] der auf der Mohl'schen Grundlage eine Reihe von Rinden untersuchte; Rudolf Müller:[2] „Die Rinde unserer Laubbäume“, 1875.

In würdiger Weise schliesst sich an die Mohl'sche Arbeit die von Sanio[3] „Über den Bau und die Entwicklung des Korkes“ an. Nachdem Schleiden[4] eine ganz eigenthümliche und verworrene Ansicht über die Entstehung des Korkes ausgesprochen hatte, Mohl[5] und Schacht[6] im Wesentlichen das Richtige getroffen hatten, zeigte 1859 Sanio, dass die Korkbildung durch die Entstehung des Korkcambiums (Phellogens) eingeleitet wird, welches bestimmte und gesetzmässige, genau festgestellte Theilungsfolgen erleidet. Er zeigte, dass der Kork nicht nur in der Epidermis, wie Schleiden glaubte, sondern in allen möglichen Parenchymschichten der äusseren und inneren Rinde entstehen könne und dass es ferner häufig zur Bildung von Korkrindenzellen (Phelloderma) komme. Es finden sich zwar schon in dieser Sanio'schen Arbeit zahlreiche Angaben über den Bau der fertigen Korkzelle bei den verschiedenen untersuchten Arten, indessen sind diese Angaben nur nebenbei gemacht und kann seine Arbeit im Wesentlichen nur als Entwicklungsgeschichte betrachtet werden, indem der Bau des fertigen Gewebes als Ganzes nie zur Sprache kommt. Mit dieser ausgezeichneten Arbeit Sanio's schliesst die Literatur über den Kork als Gewebe eigentlich ab, so dass wir alles Wesentliche über diesen Punkt Mohl und Sanio verdanken. Es wurden zwar in verschiedenen anatomischen Monographien und kleineren Arbeiten einzelne Korke in ihrer Entstehung und im fertigen Zustande besprochen, so von Vöchting bei den Rhipsalideen und Melastomeen und zahlreichen anderen, ohne dass aber dadurch irgend welcher neue Gesichtspunkt eröffnet worden wäre.

---

[1] Hanstein, Untersuchung über den Bau und die Entwicklung der Baumrinde, Berlin 1853.

[2] Breslau, Dissertation.

[3] Pringsh. Jahrbuch II.

[4] Beiträge zur Anatomie der Cacteen, Mém. de l'Acad. d. S. Pétersbourg u. Grundzüge der Botanik, 1861, p. 195, 204.

[5] Vegetabilische Zelle, p. 192.

[6] Lehrbuch der Anat. u. Physiol. der Gewächse, I, 290 (1856).

Download from The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum

Viel lückenhafter sind unsere Kenntnisse bezüglich der Histologie und Histochemie des Korkes. In diesem Gebiete gibt es zwar zahlreiche kleine Arbeiten und Angaben von Chemikern und Botanikern, jedoch keine einzige grössere einigermassen abschliessende, welche bestimmend auf das Urtheil der grösseren Mehrzahl der Botaniker hätte wirken. In Folge dessen weichen die Ansichten der wichtigsten Autoren ganz wesentlich von einander ab, selbst in so wichtigen Punkten wie z. B. der Stickstoffgehalt des Korkes ist, während sich bezüglich anderer Punkte auf Grund der vorhandenen Angaben ein Urtheil zu bilden, ganz unmöglich ist. So über die Zusammensetzung der Korkzellmembran etc.

Aus diesem Grunde ist es mit Schwierigkeiten verbunden, eine zusammenhängende Darstellung der Entwicklung unserer diesbezüglichen Kenntnisse zu schreiben, um so mehr, als die aufeinanderfolgenden Forscher meist in keiner Weise aufeinander die nöthige Rücksicht nahmen.

I. Dieses zeigt sich zunächst am klarsten bei der Untersuchung der Frage nach der charakteristischen Substanz des Korkes.

Chevreul[1] unterscheidet zuerst eine solche unter dem Namen Suberin (1815). Er verfuhr mit dem Bouteillenkorke folgendermassen: Er theilte ihn in feine Plättchen und erhitzte ihn dann 20 Mal mit Wasser in einem grossen Destillir-Apparate, den er eingehend beschreibt; nach dieser Operation zeigte der Kork einen Gewichtsverlust von 14·25%, der in Wasser ganz unauflösliche Rest wurde nun 50 Mal in derselben Weise mit Alkohol behandelt, und verlor an diesem weitere 16%, so dass der unlösliche Rest nur etwa 70% des Korkes betrug. Diesen Rest nannte Chevreul Suberin und glaubte, dass derselbe einen ganz bestimmten Stoff vorstelle, welcher die Wandung des Korkgewebes zusammensetzte.

Diese Ansicht finden wir bei mehreren Autoren verbreitet, welche glaubten, dass der ganze Kork aus einem bestimmten

---

[1] Sur le moyen d'analyser plusieurs matières végétales et le liège en particulier. Annales de Chimie. Tome 96 (1815), p. 141, 165, 166.

Download from The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum

Stoffe aufgebaut sei, der verschieden von den in den übrigen Geweben vorkommenden Membranbildnern ist.

So sagt Schleiden[1] an einer Stelle: „Korksubstanz (Suber): In den Epidermiszellen sammelt sich oft ein grumöser Stoff, aus welchem sich flache, tafelförmige Zellen entwickeln etc.“; diesem steht freilich eine ältere Bemerkung desselben[2] entgegen, wonach er den Korkstoff (nebst Medullin, Fungin etc.) nur für eine Modification der Cellulose hält.

Bei Mitscherlich[3] ist alles was nicht Cellulose ist, Korksubstanz; derselbe kennt das Lignin gar nicht und sagt: „Zuweilen besteht daraus (Korksubstanz) die äusserste Zellschichte, des Stammes, sehr oft auch mehrere Zellschichten, wie bei der Kartoffel“.

Im Wesentlichen dasselbe, was Chevreul unter Suberin verstand, meinten auch die übrigen Chemiker damit. So Boussingault,[4] Doepping,[5] Siewert:[6] Nämlich den in Alkohol, Äther und heissem Wasser unlöslichen Theil des Korkes. Es ist aber zu bemerken, dass es keinem der genannten Autoren und auch mir nicht gelungen ist, durch Alkohol dem Korke mehr als 13% Substanz zu entziehen. Allerdings unternahm keiner von Allen siebenzig Waschungen. Jedenfalls hatte Chevreul auch grosse Materialverluste. Diese Autoren wussten aber schon, dass das Suberin Chevreul's kein ganz einfacher Stoff sei und jedenfalls noch Cellulose enthielt.

Schon Chevreul[7] bemerkte das Vorhandensein von Holzfaser in Kork. Er erhielt nämlich bei Behandlung seines Suberins mit Salpetersäure 11% einer in Alkohol löslichen Masse (Cerinsäure Doepping) und 1% eines weissen Rückstandes, den er für Holzfaser erklärte. Allein er zog daraus durchaus keinen Rückschluss auf die Zusammensetzung seines Suberins.

---

[1] Grundzüge der Botanik, IV, 1861, 195.

[2] Annal. der Chem. u. Pharmac. 42. Band, 1842, p. 305.

[3] Monatsberichte d. k. pr. Akad. d. Wiss. zu Berlin, 1850, p. 102.

[4] Examen du liège, Journal de Chimie medical., etc. 1836. II. Sér. II. T., p. 120, s. auch die Uebersetzung: Ann. d. Pharmacie 1836, p. 310.

[5] Ann. d. Chem. u. Pharmac. von Liebig u. Wöhler, 45. Bd., 286., (1843).

[6] Zur Kenntniss der Korksubstanz (Zeitschrift f. d. gesammten Naturwissenschaften 1867, II. 129).

[7] Annales de Chimie, 61. Bd. (Sur l'action de l'acide nitrique sur le liège.)

Download from The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum

Boussingault (l. c. p. 120) wusste, dass das Suberin (Chevreul's) z. Theile in Kalilauge löslich ist und hielt es für sehr wahrscheinlich, dass es gerade dieser Theil ist, welcher zur Bildung von Korksäure Veranlassung gibt, also der eigentlich wirksame und charakteristische Theil des Korkes. Es gelang ihm jedoch nicht, aus dem Korke Cellulose darzustellen.

Doepping that dieses zuerst, d. h. er stellte zuerst reine Cellulose dar. Er erhitzte Kork (oder was dasselbe ist Chevreul's Suberin) mit Salpetersäure so lange, bis sich in der Flüssigkeit nur wenige Theilchen suspendirt fanden, während sich an der Oberfläche derselben eine geschmolzene gelbe Masse (Cerinsäure) angesammelt hatte. Jene suspendirten Theilchen erwiesen sich als Cellulose (Korkzellulose Doepp.) nicht nur in ihrem Verhalten gegen die verschiedensten angewandten Reagentien, sondern auch nach dem Ergebnisse der Analyse, sie enthielt 44·8—45·1% C. 6·06 H.

Mitscherlich erhielt auf dieselbe Weise aus Eichenkork 2·55% Cellulose, die von ihm ebenfalls als die eigentlichen Kork-Cellulose angesehen wurde.

Doepping's Korkcellulose wurde als solche ganz allgemein anerkannt[1] und als ein Beweis dafür betrachtet, dass im Suberin Cellulose enthalten sei. Ich werde aber zeigen dass sie mit dem eigentlichen Korke nichts zu thun hat (s. p. 51).

Doepping widersprachen die Angaben von Mulder und Harting. Ersterer[2] sah auf Grund des Verhaltens gegen Jod und Schwefelsäure in dem Korke ein ganz eigenthümliches Gewebe, das sich von Cellulose nicht ableiten lasse und auch mit dem Holze in keiner Verbindung stehe.

Indessen zeigte bald nach Doepping auf mikrochemischem Wege Mohl[3] in einem ausgezeichneten Aufsatze, dass man Cellulose mit grösserer oder geringerer Leichtigkeit in der That in verschiedenen Korken nachweisen kann. Er fand einige Korke: *Plösslea floribunda, Sambucus nigra, Tamus Elephantipes,*

---

[1] Siehe z. B. R. Sachse, die Chemie und Physiologie etc., p. 154.

[2] Versuch einer physiol. Chem. (1844—51) I. Bd., p. 507 ff.

[3] Untersuchung der Frage: Bildet die Cellulose die Grundlage sämmtlicher vegetabilischer Membranen? Bot. Zeitg. 1847.

Download from The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum

Acer campestre, Evonymus europaeus und *Ulmus campestris*, bei welchen dazu schon Salpetersäure allein genügt, während bei anderen *(Quercus suber, Crataegus Oxyacantha, Betula alba)* dieses nicht der Fall war, hingegen Kochen in Kalilauge dieselbe Wirkung übte. Wenn ich auch weiter unten (p. 95) zeigen werde, dass ein Theil dieser Korke *(Plösslea floribunda, Evonymus europaeus, Ulmus campestris, Tamus Elephantipes)* nicht ganz aus wahrem Korkgewebe, sondern aus solchem und damit abwechselnden Lagen von Phelloid, d. i. nicht verkorktem aber verholztem Gewebe besteht, so genügen doch die Angaben Mohl's vollkommen zum Nachweise der Cellulose im Korke.

Hiemit war ein bedeutender Schritt vorwärts gethan. Nachträglich wurde noch von anderen Autoren Cellulose im Korke nachgewiesen.

Dem gegenüber läugnete Schacht das Vorkommen von Cellulose im Korke von *Mamillaria stellaris* und *Euphorbia antiquorum* (l. c. p. 289 und 287), während die an wunden Stellen der ersteren Pflanze gebildeten Korklagen noch Cellulose enthalten sollen. Der Eichenkork soll nach vorgängigem Kochen mit Kalilauge nur Spuren von Cellulose erkennen lassen (l. c. 294). Die Mohl'sche Ansicht stellte sich indess als ganz richtig heraus, so dass Hofmeister[1] 1866 als allgemeine Regel hinstellen konnte, dass Korkzellmembranen das Vermögen der Cellulosereaction nach Maceration in Kalilauge erhalten.

Nun gelang es auch einem Chemiker (1868), Payen,[2] die wahre Korkcellulose aus der Kartoffel im Grossen darzustellen; er gibt zwar nicht den erhaltenen Procentsatz für die Cellulose an, da er aber lauter schwache Reagentien benützte, so dürfte er fast alle Cellulose, welche im Kartoffelkorke enthalten ist, erhalten haben. Er liess die Knollen vollständig gefrieren, zog die Korkschichte herab und liess auf dieselbe successive 4percentige Salzsäure durch 8 Tage, 20% Essigsäure (10 Tage), dann etwas concentrirtere durch 7 Tage einwirken. Nun wusch er aus und liess darauf eine 10% Kalilauge bei einer Temperatur von

[1] Pflanzenzelle, p. 257.

[2] Tissu ou trame de cellulose extrait directement d'un épiderme, l'Compt. rend. 66. Bd. (1868. I. Sem.) p. 509—13.

Download from The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum

30—70° C. durch 25 Tage einwirken, wobei die Lauge fünfmal gewechselt wurde. Auf das so erhaltene Product liess er weiter nach dem Auswaschen mit destillirtem Wasser durch 5 Tage 8% Essigsäure bei 20—25° C. reagiren; nach nochmaligem Auswaschen mit Wasser und Alkohol hatte er reine in Kupferoxydammoniak lösliche Cellulose.

Payen zog aber daraus, dass so schwache Mittel schon genügten, um reine Cellulose darzustellen, den unrichtigen Schluss, dass es (Fremy gegenüber) keinen eigenen Korkstoff gibt, der die Cellulose infiltrirt (princip immédiat), sondern Fette, Salze und stickstoffhaltige Substanzen die Cellulose einfach durchdringend derselben die Korkeigenschaften ertheilen.

Sobald es sicher gestellt war, dass im Korke oft reichlich Cellulose vorkommt, gewann eine andere Ansicht Boden und Verbreitung, nämlich die, dass das Suberin (also der Hauptsache nach auch die Korkzellwandung) nichts Anderes als verunreinigte Cellulose sei.

Man fiel auf diese Weise in das andere Extrem. Während also ursprünglich von Chevreul u. A. fast die ganze Korkzellwandung als aus einem eigenen Körper — Suberin genannt — zusammengesetzt, und die Cellulose in der Wandung als etwas ganz Nebensächliches betrachtet wurde, wurde nach und nach in dem Masse, als der Cellulosenachweis leichter und öfter gelang, dem Zellstoffe grössere Wichtigkeit zuerkannt und zuletzt das Suberin von einzelnen Autoren gänzlich geleugnet.

Letzteres geschieht nicht selten noch heute.

Namentlich sind die meisten Chemiker der Ansicht, dass Lignin und Suberin (Cuticularsubstanz) nicht Anderes als durch verschiedenartige Verunreinigungen infiltrirte Cellulose sind.

Untersucht man daher die heutige Literatur, so findet man, dass gewisse Autoren der Ansicht sind, dass das Suberin eine bestimmte chemische Verbindung darstellt, welche mit Cellulose vermengt, die Wandung der Korkzelle bildet, während Andere dieselbe als unreine Cellulose bezeichnen. Endlich haben Einige die Ansicht, dass das Suberin nichts Anderes als eine physikalische Modification der Cellulose darstellt, also Cellulose selbst ist.

MARINE BIOLOGICAL LABORATORY WOODS HOLE LIBRARY

Download from The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum

Sachs[1] spricht die Korksubstanz (Suberin) als chemisch bestimmten Stoff an, der durch chemische Metamorphose der Cellulose an Ort und Stelle entsteht. Dippel[2] ist einer ähnlichen Ansicht, indem er sagt, dass Verkorkung und Verholzung höchst wahrscheinlich auf einer Umwandlung der Cellulose beruhen.

Hofmeister[3] und Mohl[4] sprechen sich über diesen Punkt nicht näher aus.

Wiesner[5] betrachtet das Suberin als eigenen Stoff der neben Cellulose im Korke vorkommt und von dem es zweifelhaft ist, ob er stickstoffhaltig ist. Ähnliches scheint auch Haberlandt[6] anzunehmen. Fr. Schulze[7] sagt, dass in der Korkzelle Cuticularsubstanz mit Cellulose innig vermengt sei. Er hält Cuticularsubstanz für identisch mit Korkstoff und für einen eigenen Stoff.

Flückiger[8] scheint das Suberin für einen besonderen Körper zu halten, der die ganze Zellwand zusammensetzt und nach Kochen mit Kalilauge Cellulosereaction annimmt. Schacht hält den Korkstoff oder Cuticularsubstanz, wie er sagt, für einen bestimmten Stoff.

Diesem gegenüber hält Husemann[9] das Suberin für unreine Cellulose. Gerhardt[10] ist das Suberin nur eine physikalische Modification der Holzfaser. Watts[11] sagt gar: Suberine is the Cellulose of cork.

An diese Ansicht schliesst sich die von Meissner und Shepard,[12] die auf Grund von Analysen und Speculationen zu der Meinung kamen, dass die Cuticularsubstanz in ihrer Zusammensetzung kaum von der Cellulose abweicht. Ganz abweichend von

[1] Experimentalphys. 369.

[2] Mikroskop. II. 96.

[3] Pflanzenzelle, p. 252.

[4] Vegetab. Zelle.

[5] Die Rohstoffe des Pflanzenreiches, p. 479.

[6] Österr. bot. Zeitschrift, 1874.

[7] Lehrb. d. Chemie für Landwirthe, Leipzig 1853, II. Bd., II. Th., p. 32.

[8] Lehrb. d. Pharmacognosie des Pflanzenreichs, p. 336.

[9] Die Pflanzenstoffe etc., p. 1017.

[10] Traité de Chimie organique, II, 485.

[11] A dictionary of chimistry by Henry Watts.

[12] Untersuchung über die Entstehung der Hippursäure im thier. Organism. 1866.

Download from The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum

allen diesen Ansichten sind die von Wigand,[1] Nägeli und Schwendener. Ersterer hält die Cuticularmetamorphose als gleichbedeutend mit der Verholzung, welche sich in drei Factoren offenbaren solle: In dem Mangel der Cellulosereaction in der grösseren Widerstandsfähigkeit gegen Säuren und abweichendem optischen Verhalten.

Nägeli und Schwendener betrachten als das Charakteristische der Korkzellwand die Einlagerung von wachsartigen Körpern.[2]

Aus diesem Wirrwarr von Anschauungen, die alle nur halb begründet sind, ergibt sich, dass die Frage: Was ist das Suberin der Autoren? nicht beantwortet werden kann und zugleich die Nothwendigkeit den beizubehaltenden Begriff Suberin auf Grundlage eingehender mikrochemischer Untersuchungen genau festzustellen.

Ich habe auch dieses in der vorliegenden Arbeit gethan und gefunden, dass in der That in gewissen Membranen ein bestimmter Stoff innig mit Cellulose vermengt vorkommt, der ganz bestimmte mikrochemische Eigenschaften besitzt und immer wieder mit völliger Sicherheit erkannt werden kann. Diesen Stoff nenne ich Suberin.

II. Der Histologe kann sich aber damit nicht begnügen, nur zu wissen, ob in einer Zellwand Korkstoff und Cellulose vorkommt, sondern fordert auch die Kenntniss der Art und Weise der Vertheilung dieser Stoffe in der Zellwand.

Diese zweite Frage lässt sich aus der vorhandenen Literatur überhaupt gar nicht beantworten. Jene Autoren, welche in der Korkmembran Cellulose nachgewiesen haben, begnügten sich damit, dies gethan zu haben und fragten nicht weiter um den

---

[1] Intercellularsubstanz und Cuticula. Braunschweig 1850, p. 100 und über die Desorganisation der Pflanzenzelle; Pringsh. Jahrb. III, 173.

[2] Ich hatte ursprünglich die betreffenden Stellen (Ueber die Cellulose-Arten etc.) in gen. Autoren-Werk, das Mikroskop (Leipzig 1867, p. 520, 524, 528) dahin aufgefasst, dass die Korkzellwand ihre Eigenschaften lediglich in Folge einer physikalischen Modification der Cellulose erhält. Prof. Nägeli theilte mir indessen gesprächsweise seine diesbezügliche Ansicht mit, die darin gipfelt, dass das Suberin aus in Alkohol löslichen, wachsartigen Körpern bestehe.

Download from The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum

Sitz dieser Cellulose; daher finden sich nur selten Andeutungen über das Nähere der Zusammensetzung der Korkzellmembran.

So bei Wiesner, Sachs und A. Ersterer[1] gibt an, dass im Korke die Intercellularsubstanz aus Korksubstanz bestehe; aber auch in den angrenzenden Zellwandschichten kommt Korkstoff vor. Zugleich kommt (l. c. 120) in den ältesten Zellwandschichten Holzstoff vor. An anderer Stelle[2] bemerkt derselbe Autor Ähnliches: Nur in den äussersten Wandschichten der Korkzelle kommen Spuren von Holzstoff vor. Nach Behandlung mit Chromsäure werden Holzstoff und Korkstoff gelöst und es bleibt die Cellulose zurück. Dies bezieht sich Alles vornehmlich auf den Flaschenkork. Sachs[3] sagt allgemein, dass auch bei dünnen Korkzellen ganze Schichtencomplexe chemische und physikalische Verschiedenheiten zeigen und zwar ist eine äussere mehr minder dicke Schale der Zellhaut verkorkt oder cuticularisirt.

Aus diesen Angaben geht hervor, dass diese beiden Autoren nicht der Meinung sind, dass der Korkstoff gleichmässig in der ganzen Wandung vertheilt ist. Genaueres über die Zusammensetzung der Korkzellwand aus Lamellen lässt sich aber daraus nicht entnehmen. Ganz undeutlich ist das, was von Schulze[4] über diesen Punkt gesagt wird.

Ich habe auf diesen Punkt mein Hauptaugenmerk gerichtet und glaube, ihn ganz erledigt zu haben.

III. Eine dritte Frage, welche für vorliegenden Gegenstand von grösster Wichtigkeit ist, ist die bezüglich der mikrochemischen Kennzeichen für verkorkte oder cuticularisirte Membranen. Bei der historischen Untersuchung dieser Frage zeigt sich am deutlichsten, wie wenig Sicheres über die verkorkten Membranen bekannt war. Man wusste einfach bis heute nicht sicher, welche Membranen verkorkt sind und welche nicht. Cuticularisirte Gewebe wurden übersehen und Membranen als verkorkt betrachtet, die es in der That nicht sind.

---

[1] Einleitung in die technische Mikroskopie, Wien 1867, p. 64, 120.

[2] Rohstoffe, p. 479.

[3] Botanik, III. Aufl., p. 35.

[4] Beitrag zur Kenntniss des Lignins Rostock 1856. (Nach Chem. Centralblatt, 1857, p. 321 ff.)

Download from The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum

Dieses sprach sich am deutlichsten aus als Caspary zu entscheiden hatte, ob die Schutzscheide verkorkt sei oder nicht. Derselbe sagt: „Die Frage, ist die ausgebildete durch Jod und Schwefelsäure braungefärbte, der concentrirten Schwefelsäure widerstandsfähige primäre Zellwand der Schutzscheide als verholzt oder verkorkt, oder noch in anderer Weise zu bezeichnen? ist zur Zeit nicht zu beantworten". Dieses war im Jahre 1864. Man hat sich seitdem allerdings daran gewöhnt, die Schutzscheide als verkorkt zu betrachten, indessen bewiesen ist dieses nicht, nachdem seit 1864 Niemand Reactionen auf Korksubstanz angegeben hat. Die ganze Annahme beruht auf der Unlöslichkeit in concentrirter Schwefelsäure, die aber in keiner Weise ausreichend ist, um eine Verkorkung zu constatiren. Die primäre Membran der Hölzer, von Sclerenchymzellen u. s. w. überhaupt stark verholzter Gewebe, ist darin ebenso unlöslich, ohne auch nur spurenweise verkorkt zu sein. In der That haben manche Forscher, wenigstens temporär angenommen, dass z. B. die primäre Membran der Holzzellen cuticularisirt sei. So Hofmeister in seiner Pflanzenzelle.

Derselbe sagt p. 248, dass die äussersten Membranlamellen einiger sehr dickwandiger, langlebiger Gewebe (Holz- und Bastbündel) sehr allgemein eine Änderung der chemischen Zusammensetzung erfahren und dann cuticularisirt genannt werden. Es ist dieses die Ansicht, welche schon früher von Hartig vertreten wurde. Dieser nannte die primäre Membran der Holzzellen die Cuticula derselben. Auch sonst findet man diese Ansicht, so bei Schacht.

Nichtsdestoweniger ist es vollkommen sicher, dass die primäre Membran der Holzzellen und anderer verholzten Elemente nur sehr stark verholzte Cellulose ist, wie nicht nur Sanio mehrfach gezeigt hat (zuletzt in der Kieferanatomie), sondern auch auf's klarste aus vorliegender Arbeit hervorgehen wird.

Schacht ist der Einzige, der sich genauer mit den Reactionen des Korkes beschäftigte; er fand in der That Kennzeichen, welche, wenn sie mikrochemisch verwerthet worden wären, zu den Resultaten geführt hätten, die mir zu finden vorbehalten wurde. Er untersuchte aber nur die Cuticula und Korke, und beide

Download from The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum

nicht auf dem Objectträger, sondern makroskopisch in der Eprouvette.

Schacht[1] zeigte, dass man beim Erhitzen von Korkstückchen von *Quercus Suber, Betula alba*, oder Stücken aus der Epidermis von *Gasteria obliqua* mit Schulze'schem Gemische oder (was genau denselben Effect hat) Salpetersäure eine wachs- oder harzähnliche Masse erhält, welche in Alkohol, Äther etc. löslich ist. Er hat es jedoch versäumt, die Entstehung dieser Masse mikrochemisch genau zu verfolgen, um sie mikrochemisch anwenden zu können. Diese wichtige Thatsache, welche offenbar eine charakteristische Reaktion für den Korkstoff involvirte, wurde vollkommen vergessen oder ignorirt. Hier und da wurde sie nur kurz erwähnt, indessen nie richtig angewendet. So bei Dippel[2] und in der Dissertation von Planeth;[3] schliesslich wurde sie von G. Haberlandt[4] gänzlich geleugnet.

Diese Verkennung der in Rede stehenden Reaction ist um so auffälliger, als sie nicht erst Schacht zuerst fand, sondern dieselbe seit Brugnatelli, 1787, von fast allen Chemikern beobachtet und beschrieben worden ist, welche sich mit dem Korke beschäftigten. Doepping beschrieb die entstehende wachsartige Masse als Cerinsäure. Ich werde in der Folge noch mehrfach und ausführlich darauf zurückkommen.

So wurde der Weg zu einer mikrochemischen Erkenntniss des Suberins abgeschnitten.

Ich habe in den drei vorhergehenden Abschnitten (I bis III) gezeigt, dass bisher keine der histologischen Fragen über den Kork erledigt worden ist: Nicht nur was den feineren Bau der Korkzellwand selbst betrifft, sondern auch was die charakteristische Substanz des Korkgewebes — das Suberin — anbelangt, seine Vertheilung und mikrochemischen Merkmale. Es war daher zunächst meine Aufgabe den Korkstoff mikro-

---

[1] Lehrbuch, I. Bd. 272, 293, 294.

[2] Mikroskop, II. 160.

[3] H. Planeth, Die mikrochemische Analyse der vegetabilischen Zellen, Rostock 1873.

[4] Österr. bot. Zeitschr. 1874, Nr. 8.

Download from The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum

chemisch zu charakterisiren und seine Unterschiede von Holzstoff und Cellulose festzustellen. Nachdem dies geschehen, musste ich feststellen, welchen Antheil genannte drei Zellwandstoffe am Aufbau der fertigen Wand haben und welche Gesetzmässigkeiten sich hiebei in der Vertheilung derselben ergeben.

Eine weitere Aufgabe war die, das Suberin näher zu studiren, als dies bisher geschehen und sein Verhältniss zur Cuticula zu fixiren.

Mit diesem Hinweis auf meine Aufgaben, die ich in den folgenden Blättern zu lösen versucht habe, schliesse ich den historischen Abriss, wohl wissend, nichts Vollständiges geboten zu haben.

Eine einigermassen genügende Vervollständigung des historischen Bildes muss den zahlreichen Anknüpfungspunkten überlassen werden, die sich in der Folge an manchen Punkten finden werden, wo es zugleich möglich sein wird, ein genügendes Verständniss für manche Literaturangaben vorzubereiten.

2. Welche Membranen nennt man verkorkt, und welche verholzt?

Ich habe im vorhergehenden historischen Abrisse zur Genüge gezeigt, dass man bisher nicht im Stande war, in einem gegebenen, bestimmten Falle, wo z. B. eine Membran nicht Cellulosereaction zeigte und zugleich widerstandsfähig gegen Säuren war, zu entscheiden, ob dieselbe stark verholzt oder verkorkt ist. Um aber die Aufgabe, welche ich mir zunächst gestellt hatte, nämlich den Bau der Korkzellmembran erkunden und die mikrochemische Beschaffenheit der sich eventuell ergebenden zusammensetzenden Lamellen feststellen zu können musste ich mir vor Allem sichere und untrügliche mikrochemische Reactionen auf die hier in Betracht kommenden Stoffe, Suberin und Lignin (Kork- und Holzstoff) verschaffen. Dies ist mir in der That gelungen. Abgesehen von dem negativen Verhalten des Korkstoffes gegen Schwefelsäure, dem Verhalten gegen Chromsäure, gegen die Jod-Cellulosereaction, habe ich in der concentrirten Kalilauge und im Schulze'schen Gemische (oder Salpetersäure) Mittel erkannt, mit welchen man nicht nur in der Lage ist, minimale Mengen von Suberin in Zellwänden zu entdecken, sondern auch auf der anderen Seite in Membranen,

Download from The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum

welche vorwiegend Suberin enthalten, die noch vorhandenen geringen Cellulosereste mit Sicherheit nachzuweisen. Zu letzterem ist auch die Chromsäure dienlich. Die Reaction von Salpetersäure oder Schulze'schem Gemische beruht auf der Bildung der Cerinsäure; ich habe sie daher kurz Cerinsäure-Reaction genannt. Die Kalireaction beruht auf einem eigenthümlichen, ausserordentlich charakteristischen Quellungs- und Lösungsprocess, den ich ausführlich schildern und erklären werde.

Was den Holzstoff betrifft, so fügte ich dem Gelbfärbung bewirkenden Reactionsmittel der Anilinsalze noch die sogenannte Xylophilinreaction mit Violettfärbung und die Phenolsalzsäurereaction mit Grün-grünblaufärbung der verholzten Membranen hinzu.

A. Reactionen auf suberinhaltige Membranen.[1]

1. Kalireaction.

Wenn man zu einem Querschnitte durch einen beliebigen Kork, concentrirte Kalilauge hinzusetzt, so bemerkt man zunächst, abgesehen von einer oft kaum merklichen, nie aber starken Quellung und einer deutlichen Gelbfärbung, keine weitere Einwirkung; erwärmt man nun aber den Schnitt unter dem Deckglase mit Hilfe eines feinen Drathnetzes, das man über eine möglichst kleine Flamme hält, langsam und ohne zu kochen, so wird er vorerst immer stärker gelb, oft schön ochergelb und zugleich nimmt die Korkmembran, welche ursprünglich glatt und vollkommen homogen war, eine eigenthümliche Structur an, sie ist mehr minder stark gequollen und zeigt mindestens eine bestimmte Lamelle derselben, eine gekörnelte oder gestrichelte Beschaffenheit. Bei dünnwandigen, stark verkorkten zeigt sich die nun stark angequollene Membran (scheinbar) in ihrer ganzen Dicke von jener gekörnelten Beschaffenheit; dickwandige und schwach verkorkte Zellen hingegen zeigen eine oft nur schmale Lamelle der Wand gekörnelt.

---

[1] Die folgende allgemeine Darstellung, welche einer an etwa 60 verschiedenen Korkarten gemachten Erfahrung entspricht, kann selbstverständlich nicht genau auf jeden einzelnen Fall passen. Es ist daher bezüglich einzelner Specialfälle auf das Weitere zu verweisen. Siehe p. 36 *ff*.

Download from The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum

In vielen Fällen scheint die behandelte Membran sehr feingekörnelt in anderen grob, oder gestrichelt. Oft sind diese Strichelchen sehr lange und meist verbogen. Nur Membranen, welche mehr minder stark verkorkt sind, zeigen diese Eigenthümlichkeit. Erwärmt man irgend eine verholzte Membran oder eine aus reiner Cellulose bestehende, mit Kalilauge, so quillt dieselbe wohl, bleibt aber vollkommen glatt; im ersteren Falle wird hiebei der Holzstoff herausgelöst, ohne Veranlassung zur Körnelung zu geben.

Treibt man aber die Erhitzung des Korkes mit Kalilauge weiter und kocht den dünnen Schnitt unter Deckglas darin ganz kurze Zeit, so wird die Quellung noch stärker und es tritt in den meisten Fällen eine gekörnelte oder gestrichelte Masse theilweise aus der Membran heraus, und verbreitet sich im Schnitte, für jeden Kork mit bestimmten stets beibehaltenen Eigenthümlichkeiten; gewöhnlich bildet diese meist ochergelbe Masse eigenthümliche Ballen, welche oft eine deutliche Membranbegrenzung, die gefaltet ist, zeigen. Häufig aber fehlt diese Ballenmembran und die dann meist etwas consistenteren Massen treten zu unregelmässigen Gruppen zusammen, die in- und ausserhalb des Schnittes zerstreut sind.

Wäscht man einen so behandelten Schnitt unter Deckglas mit Wasser aus, so werden die körnigen Massen zum grössten Theile zerstört, sie zerfliessen und die einzelnen Körnchen werden weggeschwemmt; bildeten sich Ballen mit Membranhüllen, so bleiben diese zurück. Untersucht man nun den Schnitt, so sieht man, dass jede, oft ganz dünne Zellwand, drei Membranlamellen aufweist, eine mittlere gemeinsame und zwei den beiden angrenzenden Zellen gehörige, welche Lamellen oft durch sehr breite Zwischenräume von einander getrennt sind. Diese Zwischenräume waren ursprünglich mit der körnigen Masse ausgefüllt.

Hat man diesen Vorgang an einigen Korken, wozu sich *Quercus Suber*, *Pelargonium zonale*, *Gymnocladus canadensis* besonders empfehlen, so ist es leicht genau dasselbe bei sehr schwach verkorkten Membranen, z. B. verschiedener Hypodermen *(Carex-Rhizome)*, Endodermen etc. zu sehen.

Download from The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum

Behandelt man ein Gewebe, wo nur einzelne Zellen schwach oder stark verkorkt sind, mit Kalilauge in der Kälte, so treten diese sofort durch die gelbe Färbung ihrer Wände oder einer Lamelle derselben hervor; beim Erwärmen wird dieses noch deutlicher; nur verkorkte Wandungen zeigen diese Eigenthümlichkeit, während alle übrigen blässer werden, nach dem Erwärmen oft ganz hyalin.

Bei schwach verkorkten Membranen sind die erzeugten Quantitäten der körnigen Massen oft sehr gering und bleiben meist an Ort und Stelle liegen, so dass man oft nur eine einzige Reihe von grossen, gelben Körnchen erblickt, welche in einem dünnen Streifen gelber Masse liegend, aus einer bestimmten dünnen Membranschichte entstanden ist. Dabei genügt bei ganz schwach verkorkten, noch lebenden Zellen (der Endodermis z. B.) Kalilauge in der Kälte, oder bei ganz schwachem Erwärmen.

Bei unvorsichtigem Erwärmen oder schwacher Verkorkung geschieht es leicht, dass man von allen diesen Vorgängen nichts oder nur Unvollständiges sieht; es tritt dann die Körnchenbildung momentan ein, und werden die Massen durch die kochende Lauge weggeführt.

2. Cerinsäure-Reaction.

Beim Behandeln irgend eines Schnittes mit Schulze'schem Gemische zeigt sich ebenfalls, dass die verkorkten Membranen immer schärfer hervortreten, während alles übrige Gewebe, stark verholztes nur langsam, immer durchsichtiger wird. Die verkorkten Membranen und ebenso die Cuticula und Cuticularschichten der Epidermis werden dunkel contourirt und scharf abgegrenzt gegen die nicht verkorkten Partien. Aus den verholzten wird nach und nach der Holzstoff herausgelöst und zerstört, wodurch sie ebenso wie die aus reiner Cellulose bestehenden Zellen bald ganz hyalin werden. Erwärmt man unter Deckglas weiter, so tritt bald stürmische Gasentwicklung ein und bald bleiben vom ganzen Schnitte nur die verkorkten Membranen übrig. Sie erscheinen nicht im geringsten gequollen, während alles andere etwas quillt, ganz scharf begrenzt und dunkel contourirt. Allmälig verlieren sie ihren geraden Verlauf, werden wellig, krümmen sich mannigfach und knittern zusammen. Wäscht man in diesem Zustande

Download from The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum

das Schulze'sche Gemisch aus und setzt Alkohol und dann Äther hinzu, so werden sie ganz hyalin. Treibt man aber das Erhitzen weiter, wenn nothwendig unter Ersatz des Reagens, so quellen die zusammengebogenen Membranen plötzlich an und schmelzen zu einem einzigen Ballen zusammen, der anfänglich blasig und körnig, allmälig homogener wird und zuletzt eine regelmässige Kugel darstellt. Diese ist in heissem Alkohol, Äther, Benzol und Chloroform löslich, ebenso in verdünnter Kalilauge, und ist die Cerinsäure Doepping's. Finden sich im Schnitte sehr stark verdickte und verholzte, also sehr widerstandsfähige Zellen, so bleiben auch diese im Reagens isolirt schwimmend als Cellulose-Massen zurück.

Diese hier nur ganz allgemein beschriebene Reaction ist ausserordentlich charakteristisch. Bei Querschnitten durch Korke tritt diese Reaction mit allen Zellen ein. Den Gegensatz aber von verkorkten und nicht verkorkten Membranen sieht man am schönsten, wenn man Querschnitte durch solche Stengel wählt, welche eine Endodermis (siehe p. 126 ff.) besitzen, z. B. *Galium*, *Centradenia* etc.

Da indess das Schulze'sche Gemisch das Suberin selbst angreift und während dieses Vorganges auflöst, unbeschadet, dass ein Theil desselben in Cerinsäure verwandelt wird, so liegt die Möglichkeit vor, dass sehr schwach verkorkte Membranen diesen Vorgang in seiner Gänze nicht erkennen lassen. Es können geringe Suberinmengen von dem Schulze'schen Gemische herausgelöst werden, bevor es noch zur Bildung von Cerinsäure kommt. Dieses scheint in der That beim Korke von *Aristolochia cymbifera* der Fall zu sein.

Um schwache Verkorkungen zu erkennen, versetzt man den Querschnitt mit Schulze'schem Gemische in der Kälte, aber nur für ganz kurze Zeit, nimmt es dann weg und gibt Kalilauge hinzu. Das erstere lässt die schwach verkorkte Membran etwas schärfer hervortreten, während die Kalilauge die in diesen Fällen sehr wenig widerstandsfähige Suberinmasse meist sofort ochergelb färbt und zugleich jene eigenthümliche Körnelung erscheinen lässt; tritt diese nicht sofort ein, so hilft gewöhnlich ein sehr schwaches Erwärmen. Zugleich bewirkt die Kalilauge ein weiteres Hyalinwerden der nicht verkorkten Gewebe.

Download from The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum

Durch das Kochen in Schulze'schem Gemische zerfallen die verkorkten Gewebe in ihre Elemente; sobald aber die einzelnen Suberinschläuche (wie ich mich nur kurz ausdrücke) sich zu verbiegen beginnen, werden sie von der allmälig entstehenden Cerinsäure klebrig und bleiben bei Berührung an einander haften, auf diese Weise zuletzt einen einzigen Haufen bildend, der zu einer Masse zusammenschmilzt.

3. Chromsäure-Reaction.

Dieses Reactionsmittel, welches ich immer im reinen, ziemlich concentrirten Zustande anwendete, lässt ebenso wie die vorhergehenden (welche indess zum sicheren Nachweis vollkommen genügen), verkorkte Membranen scharf und dunkel hervortreten, während alle übrigen erst immer durchsichtiger werden, um dann völlig zu verschwinden. Die verkorkte Membran wird von der Chromsäure auch im concentrirten Zustande nur sehr schwer gelöst, so dass sie von jedem beliebigen Schnitte das zuletzt gelöste darstellt. Nach längerer (8—10 Stunden übersteigender) Einwirkung wird sie aber auch immer mehr und mehr durchsichtig, so dass sie nach einer gewissen Zeit schwierig zu sehen ist. Stark verkorkte Membranen sind aber selbst nach wochenlanger Einwirkung von Chromsäure nicht gelöst, aber so durchsichtig geworden und dünn, dass man sie eben noch erkennt. Wäscht man aber die Chromsäure weg, so treten sie selbst nach 5—10-tägiger Einwirkung unter dem Deckglase wieder ganz scharf und dunkel hervor. Es ist daher Pollender's[1] Angabe nicht richtig, dass Kork schon nach acht Stunden in Chromsäure vollständig gelöst ist; wohl aber kann man die zurückbleibenden Reste schon nach dieser Zeit übersehen. Diese Widerstandsfähigkeit kommt wieder nur allein verkorkten (und cuticularisirten) Membranen zu; während stark verholzte Membranen der Schwefelsäure Widerstand leisten können, lösen sie sich in Chromsäure früher als aus reiner Cellulose bestehende.

An dieses Reagens reihen sich die bekannten an, welche der Korksubstanz gegenüber negativer Art sind, so die Schwefelsäure, Salzsäure, Jod u. s. w. Diese können zur vorläufigen Orientirung dienen.

---

[1] Bot. Zeitung, 1862, p. 405.

Download from The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum

B. Holzstoff-Reactionen.

1. Anilin-Reaction.

Diese beruht, wie zuerst Wiesner[1] gezeigt hat, darauf, dass die Anilinsalze die Eigenschaft haben, verholzte Membranen, und nur solche, gelb zu färben.

Nachdem schon vor längerer Zeit Runge gefunden hatte, dass Fichtenholz durch schwefelsaures Anilin gelb gefärbt wird, und später von Hofmann ähnliche Erfahrungen für die Salze anderer ähnlicher Körper (wie Toluidin, Sinnamin etc.) gemacht wurden, führte Wiesner mit glücklichem Griffe das schwefelsaure Anilin in die mikroskopische Anatomie ein. Derselbe wendete eine wässerige, mit Schwefelsäure stark angesäuerte Lösung dieses Salzes an. Indessen kommt das als Reagens vorzügliche reine schwefelsaure Anilin im Handel meist nur in sehr unreinem Zustande vor, als violett-braunes Pulver, in welchem es schlecht löslich ist. Ich wende daher salzsaures Anilin in mit Salzsäure stark angesäuerter Lösung an. Die zugesetzte Salzsäure verstärkt die Reaction, manchmal wenig, manchmal sehr bedeutend; dieses beruht darauf, dass die Salzsäure schon an und für sich eine mehr oder minder deutliche Gelbfärbung der verholzten Membran hervorruft. Auffällige Beispiele dafür habe ich in meinem Aufsatze über das Coniferin zusammengestellt.

Auch ein nachträglicher Zusatz von concentrirter Salzsäure verstärkt gewöhnlich die Reaction, was sich sehr schön beobachten lässt, wenn man den Schnitt mit alkoholischer Anilinsalzlösung befeuchtet, wobei meist nur schwache Gelbfärbung eintritt; die nun nachträglich zugesetzte Salzsäure ruft eine prachtvoll gold-gelbe Färbung hervor. Durch Auswaschen, oder besser Auskochen, oder mit verdünnten Alkalien lässt sich die Färbung wieder wegnehmen. Das schwefelsaure Anilin wurde neuerdings von Vesque (Compt. rend. 81. Bd., 498) getadelt,

---

[1] Einleit. in d. technisch. Mikroskopie. Wien 1867, p. 64; auch in Karsten. Bot. Untersuchungen, II. Heft, p. 120 (habe ich nicht gesehen); ferner Burgerstein, Sitzungsberichte der k. Wiener Akad. d. W. 1874, Bd. 70, I, p. 338.

Download from The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum

indem er angibt, dass auch anderweitig veränderte nicht als verholzt zu betrachtende Membranen (z. B. in Borken) die Gelbfärbung annehmen. Ich habe mich indessen davon überzeugt, dass nur solche Membranen, die auch ihrem Verhalten gegen Chlorzinkjod und Salpetersäure nach als verholzt zu betrachten sind, entschiedene Färbungen annehmen.

2. Xylophilin-Reaction.

Beruht auf einer sehr schönen violetten Färbung verholzter Membranen, die eintritt, wenn sie mit Xylophilin infiltrirt und dann mit concentrirter Salzsäure behandelt werden. Über das Xylophilin, sein Vorkommen, seine Darstellung etc. siehe meine betreffende Abhandlung und dort habe ich auch gezeigt, wie man das Reagens anwendet, und wie man sich in Ermanglung von Xylophilin-Extract mit Querschnitten durch junges frisches Kirschenholz helfen kann. Ich bemerke hier nur, dass das Extract möglichst concentrirt sein muss, und dass man dasselbe auf dem Querschnitte vor dem Zusatze der concentrirten Salzsäure, nicht zu stark eintrocknen lassen darf, da sich sonst die vorhandenen mitgelösten Stoffe niederschlagen und das Präparat verunreinigen. Ist dies aber schon geschehen, so kann man es beliebig auswaschen, da das Xylophilin nicht leicht wieder daraus entfernt wird. Nicht immer tritt die Reaktion sofort ein; gewöhnlich nur bei frischen Objecten; Schnitte durch altes Holz, überhaupt durch ausgetrocknete ältere Objecte reagiren schlecht und schwach. Sonst ist die Reaction sehr empfindlich, indem sie schon ganz schwache Verholzungen anzeigt. In den meisten Fällen erhält man überraschend schöne Reactionsbilder, die in Salzsäure sehr haltbar sind. Wo die Salzsäure starke Gelbfärbung der verholzten Membranen bewirkt, nimmt man sie weg und setzt nachträglich etwas Wasser hinzu. Dadurch wird die in der Salzsäure nur unvollständige und schmutzige Färbung rein violett.

Aus reiner oder verkorkter Cellulose bestehende Membran und Lamellen solcher zeigen keine Spur einer Färbung.

3. Phenol-Salzsäure-Reaction.

Über diese Reaction findet man die nöthige Auskunft in meiner Arbeit über das Coniferin.

Download from The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum

An diese Reactionen schliessen sich die bekannten an. Auf den Unterschied des Verhaltens der verkorkten Membranen gegen das Schulze'sche Gemisch habe ich bereits hingewiesen.

Mit Hilfe dieser Reaktionen ist man im Stande, in jedem einzelnen Falle mit vollkommener Sicherheit zu entscheiden, ob Verholzung oder Verkorkung vorliegt etc. Wenn durch die mikrochemische Erkenntniss dieser beiden Zellwandstoffe auch nicht alles geleistet ist, da es noch einige andere gibt, so begnügte ich mich doch damit, diese beiden fixirt zu haben, nicht nur weil sie die nebst der Cellulose am häufigsten auftretenden sind, sondern auch darum, weil die übrigen beim Korke gar nicht in Betracht kommen.

Bei einiger Umsicht und Genauigkeit wird man mit Hilfe der hier soeben, ferner in den Abschnitten über das Suberin und über den Bau und die chemische Zusammensetzung der Korkzellwand, sowie in den Arbeiten über Xylophilin und Coniferin gemachten Angaben im Stande sein, in jedem einzelnen Falle mit völliger Sicherheit seine Entscheidung zu treffen.

II. Kork, d. h. phellogenes, ganz oder theilweise verkorktes Gewebe.

1. Bau der fertigen Korkzelle.

A. Bau und Chemie der Korkzellwandung.

α. Histologische Untersuchung der Korkzelle auf den Bau und die chemische Zusammensetzung ihrer Wandung.

Die Untersuchung einer grossen Reihe von verschiedenen Korken hat gezeigt, dass die Korkzellwandung im Allgemeinen aus fünf Lamellen besteht, einer mittleren und je zwei sich zu beiden Seiten an diese anschliessenden. Die äussere von diesen ist die Suberinlamelle, welche jene Schichte der ganzen Wandung darstellt, welche diese eben zu der einer Korkzelle macht. Der Suberinlamelle verdankt der Kork seine eigenthümlichen Eigenschaften, und nur sie ist die Ursache des so abweichenden mikrochemischen Verhaltens desselben. An die Suberinlamelle schliesst sich in jeder Zelle der Celluloseschlauch, oder die

Download from The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum

Celluloselamelle an, welche ebensowenig, wie die Mittellamelle von gewöhnlichen Membranen abweichende Reactionen zeigen. Einfach, d. h. sich nur auf eine Zelle beziehend gedacht, besteht daher die Wandung der Korkzelle aus drei Lamellen, der Mittellamelle, der Suberinlamelle und dem Celluloseschlauch. Jede dieser Lamellen besitzt eine Cellulosegrundlage, aber der Celluloseschlauch, welcher die innerste Lamelle jeder Korkzellwand darstellt, ist immer am cellulosereichsten, daher der Name. Er allein kann auch aus reiner Cellulose bestehen. In ihm, wie in der Mittellamelle, kann wenigstens stellenweise Suberin vorkommen, in bei weiten den meisten Fällen aber enthält nur die Suberinlamelle den für die Korkzelle charakteristischen Stoff. Bei weitem die Mehrzahl der Korke zeigt indess von allem diesem auf dem Querschnitte nichts. Die Wandungen erscheinen meist mehr minder homogen, ohne oder nur mit ganz undeutlichen Andeutungen einer Schalenbildung. Bei ihnen kann man nur mit mikrochemischen Methoden Aufschluss über ihren Bau erhalten. Einzelne hingegen zeigen ohne jegliche Präparation alle drei Schichten aufs deutlichste.

Hieher gehört z. B. der Kork von *Populus pyramidalis*. Unter günstigen Umständen kann man hier schon ganz ohne Reagentien alle drei Schichten unterscheiden: Eine sehr zarte Mittellamelle, die Suberinlamelle und eine ganz hyaline, namentlich unterseitig meist sehr dicke, innerste Schichte. Mit Chlorzinkjod treten aber alle Schichten aufs deutlichste hervor. Die Mittellamelle bildet eine ganz scharfe, dunkelbraune, ziemlich dicke Linie, die dicke Suberinlamelle ist schwach gelb gefärbt, während die Celluloselamelle in diesem Falle, wie auch in einigen wenigen andern, aus reiner Cellulose bestehend, sich violett färbt. Zu gleicher Zeit wird aber eine weitere nur bei wenigen Korken sichtbare, wahrscheinlich aber verbreitete sehr dünne Schichte mit dunkelbrauner Färbung an der Grenze zwischen Suberin und Celluloselamelle sichtbar. Noch deutlicher und klarer wird dieses Alles, wenn man den dünnen Schnitt vorher durch eine halbe Minute in Schulze'sches Gemisch legt und dann erst mit Chlorzinkjod behandelt, dadurch quillt der Schnitt etwas an und werden die Grenzen zwischen den einzelnen Lamellen besser sichtbar.

Mit seiner dicken Suberinlamelle, in Verbindung mit dem mächtigen aus reiner Cellulose bestehenden Celluloseschlauch steht

Download from The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum

populus pyramidalis einzig da. Celluloseschläuche, die aus reiner Cellulose bestehen, sind überhaupt seltene Erscheinungen. Hieher gehören *Catalpa syringaefolia*, *Nerium Oleander*, *Calluna vulgaris* und *Viburnum Tinus*. In keinem dieser Fälle kann man aber alle drei Lamellen ohne Weiteres sehen, da mit dem Vorhandensein eines reinen Celluloseschlauches meistens eine sehr schwache Verkorkung, d. h. eine sehr dünne Suberinlamelle verbunden ist, welche sich an die Mittellamelle so anschliesst, dass sie mit ihr scheinbar eine einzige Schichte bildet. Gewöhnlich bewirkt indessen bei diesen Korken Kalilauge durch kurze Einwirkung in der Kälte ein Sichtbarwerden der drei Lamellen. Lässt man sehr dünne Querschnitte von *Catalpa syringaefolia* 1—2 Stunden in concentrirter Kalilauge liegen, so sieht man einen stark gequollenen hyalinen Celluloseschlauch, der ganz scharf gegen die gelbe Suberinlamelle abgegrenzt ist, überall gleichmässig dick. Die Mittellamelle wird aber nur an einzelnen Stellen sichtbar, besonders an den Kanten. Ähnlich verhält sich *Viburnum Tinus*, wo indess der Celluloseschlauch so dünn ist, dass man ihn gewöhnlich erst nach schwacher Quellung in Kalilauge sehen kann; man kann sich indess an Stellen, wo er etwas dicker ist, davon überzeugen, dass er aus reiner Cellulose besteht. Bei *Nerium Oleander* und *Calluna vulgaris* ist der Celluloseschlauch hingegen wieder dick; bei ersterer Pflanze dabei überall gleichmässig stark entwickelt, bei letzterer innen (unterseitig, Sanio) sehr mächtig, und aussen (oberseitig) dünner. Nach genügender Behandlung mit Kali in der Kälte kann man auch hier alle drei Schichten zugleich sehen.

An diese Korke mit aus reiner Cellulose bestehendem Celluloseschlauche schliessen sich einige andere mit wohl entwickelter Celluloselamelle an, die aber entweder nur in einzelnen Zellen oder partienweise rein ist, und an anderen Stellen sehr schwach verholzt, so schwach, dass schon Kali in der Kälte oder bei ganz schwachem Erwärmen genügt, um reine Cellulosereaction erhalten zu können. Dieses ist der Fall bei den Korken von *Viburnum prunifolium*, *Boswellia papyrifera* und *Strychnos innocua*. Bei erstgenannter Pflanze bildet der Celluloseschlauch, wie auch bei den beiden anderen, die Hauptmasse der Wandstärke und ist überall gleichmässig stark entwickelt. Sie besteht aus reiner oder

Download from The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum

fast reiner Cellulose. Mittellamelle und Suberinlamelle sind sehr dünn. Bei *Boswellia papyrifera* verhält sich die Sache ganz ähnlich. Mit Chlorzinkjod färbt sich der Celluloseschlauch, welcher hier sehr scharf nach aussen abgegrenzt ist, braun bis blau, an verschiedenen Stellen, und in verschiedenen Zellen. Blaufärbung ist jedoch vorherrschend: oft zeigen dieselbe ganze Schichten von Zellen. In vielen Zellen löst er sich in Cuoam vollständig auf, zum Beweise, dass er wirklich aus reiner Cellulose besteht, in andern quillt er darin nur mehr weniger auf und zeigt schwache Blaufärbung. *Strychnos innocua* zeigt einen Celluloseschlauch, welcher innen ausserordentlich mächtig ist, und schön geschichtet, seitlich und aussen aber ganz dünn ist und mit Chlorzinkjod alle Abstufungen von gelb bis tief violett liefert, also ebenfalls manchmal aus reiner Cellulose besteht. Hiemit ist die Reihe jener mir bekannt gewordenen Korke, welche wenigstens stellenweise eine aus reiner Cellulose bestehende Schichte aufweisen, erschöpft. Es gehören hieher theils solche, welche alle Lamellen sofort zeigen, und andere, wo dieses nicht der Fall ist; immer aber lassen sich wenigstens zwei Lamellen directe erkennen. Ich komme nun zu einer Reihe von anderen Korken, deren Celluloseschlauch ebenfalls noch als solcher nach aussen deutlich abgegrenzt ist, aber aus mehr oder minder stark verholzter Cellulose besteht. Unter diesen gibt es einige wenige, wo derselbe so schwach verholzt ist, dass schon eine kurze Einwirkung von concentrirter Kalilauge in der Kälte genügt, um den Holzstoff herauszuziehen. So z. B. *Platanus orientalis*; die Zellen der erstgebildeten Korkschichten lassen unter günstigen Umständen ebenso wie *Populus pyramidalis* alle drei Schichten deutlich erkennen. Die Mittellamelle ist, namentlich in den radialen Partien sehr dünn, die Suberinlamelle mässig dick, aussen meistens mehr als innen, während die Celluloselamelle aussen meist sehr dünn ist, und innen sehr dick. (Fig. 2.) Die älteren Korkschichten (Fig. 3) zeigen einen ganz ähnlichen Bau, nur ist die Suberinlamelle sehr dünn und ist die Mittellamelle nicht zu unterscheiden, während die Celluloselamelle ausserordentlich mächtig ist. Meistens zeigt sie, einfache oder verzweigte Porencanäle und mehr weniger deutliche Schichtung. Schon nach kurzer Einwirkung von Kali in der Kälte zeigt die etwas anquellende und

Download from The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum

ganz scharf abgegrenzte Celluloselamelle schöne Cellulosereaction mit Chlorzinkjod.

Bei den übrigen Korken jedoch, welche eine scharf abgesetzte Celluloselamelle besitzen (*Lippia citriodora*, *Pyrus communis*, *Camellia japonica* und *Broussonetia papyrifera*), genügt ein kurzes Einwirken von Kalilauge in der Kälte nicht, um in jener die Cellulose-Reaction hervortreten zu lassen; sie bedürfen einer längeren Einwirkung von Kali in der Kälte, oder ein kurzes Erwärmen damit. Bei *Broussonetia* und *Lippia* ist der Celluloseschlauch überall ziemlich gleich dick, bei *Pyrus* und *Camellia* ähnlich wie bei *Platanus* unterseitig stark verdickt und mit Porencanälen versehen, welche bei *Pyrus* enge und bei *Camellia* sehr weit sind. Überall lässt sich das Lignin mit Xylophilin und Phenolsalzsäure in der Celluloselamelle nachweisen. Während aber bei *Pyrus communis* Suberin- und Mittellamelle ähnlich wie bei *Populus pyramidalis* und *Platanus orientalis* ohne Präparation als solche erkennbar sind, ist dieses bei *Camellia* nicht der Fall.

Bei allen übrigen Korken, welche ich untersucht habe, ist der Celluloseschlauch ohne besondere mikrochemische Vorkehrungen nicht als besondere Lamelle sichtbar und überhaupt der ganze Bau der Wand nicht mehr so klar vor Augen liegend, indem dieselbe meist ganz homogen ist und nur selten Andeutungen der Mittellamelle zeigt. Nichtsdestoweniger lässt sich zeigen, dass der bei *Populus* und *Platanus* ohne Weiteres erkennbare Bau der Wand aus fünf Lamellen auch hier fast überall ebensogut stattfindet, wie bei den genannten beiden.

Zunächst ist sicher, dass bei keinem der nun zu betrachtenden Korke eine aus reiner Cellulose bestehende Lamelle vorkömmt, und daher alle vorhandenen Schichten mehr oder minder stark verholzt oder verkorkt sein müssen. Auf der Stärke dieser Verholzung oder Verkorkung, sowie der Dicke der einzelnen Lamellen, nicht nur der relativen, sondern auch der absoluten, beruhen nun die Unterschiede zwischen den verschiedenen Korken. In diesen Beziehungen finden alle möglichen Abstufungen statt. Von solchen mit sehr dickem Celluloseschlauch, dessen Massen manchmal das Lumen fast verschwinden machen, bis zu andern, wo derselbe eben noch oder gar nicht mehr nachzuweisen ist; von

Download from The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum

solchen, welche sehr schwach verkorkt sind, d. h. nur eine sehr dünne Suberinlamelle aufweisen, bis zu solchen, wo die Suberinlamelle die übrigen fast vollständig verdrängt u. s. w. Gewöhnlich stehen die Dicke der Mittellamelle und des Celluloseschlauches und die Stärke der Verkorkung im umgekehrten Verhältnisse zu einander; je stärker diese, desto geringer jene.

Cestrum foetidissimum besitzt einen ganz dünnwandigen Kork, welcher in der obersten Rindenzellreihe entsteht. Von einer Structur ist in der dünnen Wandung nichts zu sehen, sie erscheint vollkommen homogen, und scheinbar aus einem einzigen Stoffe bestehend. Nichtsdestoweniger besteht sie aus den fünf obigen Lamellen. Erwärmt man nämlich einen dünnen Schnitt zuerst schwach mit Schulze'schem Gemische und versetzt ihn dann mit concentrirter Kalilauge in der Kälte (oder erwärmt man den Schnitt sofort mit solcher), so erfolgt die Spaltng in jene fünf Lamellen. Dieses geschieht dadurch, dass in der Kalilauge die beiden Suberinlamellen, welche die Mittellamelle einschliessen, zunächst quellen, und dann in die schon geschilderte gelbe, gestrichelte Masse verwandelt werden, wodurch die Celluloselamellen getrennt und abgehoben werden; ist diese Operation gut gelungen, so sieht man überall die Mittellamelle, welche ein einfaches Netzwerk bildet, dessen Maschen je einen Celluloseschlauch locker umschliessen, während die schmalen Zwischenräume zwischen beiden durch die körnige Masse ausgefüllt sind, die aus der Suberinlamelle entstanden ist. Woraus diese gelbe Masse besteht, habe ich in diesem speciellen Falle, sowie in vielen andern nicht studirt, und werde ich mit völliger Klarheit in jenen Fällen zeigen, wo ich dies gethan habe. Wäscht man mit Wasser Kalilauge und körnige Massen weg, und behandelt mit Chlorzinkjod, so sieht man die blauen Celluloseschläuche in dem braunen Netze der Mittellamelle. Behandelt man den Schnitt nun mit Schulze'schem Gemische in schwacher Wärme, so gelingt es nachträglich auch in dem Netze der Mittellamelle die Blaufärbung hervorzurufen, und so ein Präparat zu erhalten, das aus den Celluloseresten von Celluloseschlauch und Mittellamelle besteht; jener ist schwach, diese stark verholzt, während die Suberinlamelle verkorkt ist, und wie noch klar werden wird, auch noch Cellulose enthält.

Download from The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum

Ein anderes Beispiel bietet *Pelargonium zonale*, dessen Kork aus sehr grossen bis $^1/_6$ Millimeter langen, farblosen Zellen besteht, die ganz dünnwandig und leer sind. Er ist wenig oder gar nicht durch Zusammenpressung verunstaltet und auch aus diesem Grunde ein gutes Object. Nach schwacher und kurzer Erwärmung sehr dünner Schnitte mit Kalilauge unter dem Deckglase zeigt die ursprünglich ganz dünne und homogene Wandung ein Bild, wie Fig. 4, welches wieder die Zusammensetzung derselben aus fünf Lamellen nachweist. Man sieht die dünne Mittellamelle (*m*), die aus der Suberinlamelle entstandene körnige Masse (*s*), welche den dünnen Celluloseschlauch (*c*) nach innen abgehoben hat. Ist der Schnitt nicht genügend oder die Erwärmung zu stark gewesen, so ist das Reactionsbild schwieriger zu verstehen, weil dann die körnigen Massen aus dem Orte ihres Entstehens heraus- und in das Innere der Zellen eintreten, und so das Bild ganz unklar machen. Jene Massen sind so voluminös, dass, wenn man die Entstehung derselben nicht genau verfolgen könnte, man an ihrer Abstammung von der Suberinlamelle, welche ausserordentlich dünn ist, zweifeln müsste. Will man die Entstehung derselben mit völliger Sicherheit verfolgen, so braucht man nur zuerst mit etwas Schulze'schem Gemische zu erwärmen und dann mit kalter Kalilauge zu behandeln. Sie entsteht dann in geringerer Quantität und bleibt an Ort und Stelle liegen, da die kalte Kalilauge weniger heftig wirkt. Der Celluloseschlauch zeigt unmittelbar nach der Kalieinwirkung in der Wärme Cellulosereaction, während dies die Mittellamelle erst nach nachträglicher Behandlung mit Schulze'schem Gemische thut. Erstere ist schwach, letztere stark verholzt.

In ganz ähnlicher Weise kann man die mehr minder homogen scheinende Membran mit geringer Mühe in ihre Lamellen bei den allermeisten der übrigen Korke zerlegen. Einige günstige Beispiele sind *Dracaena Draco* und *umbraculifera*, *Solanum tuberosum*, *Gingko biloba*, *Cytisus Laburnum*, *Virgilia lutea*, *Gymnocladus canadensis*, *Rhamnus cathartica*, *Ulmus effusa*, *Aristolochia Sipho*, *Acer campestre*, *Pyrus Malus*, *Corylus Avellana*, *Quercus pedunculata*, *Fuchsia*, *Prunus*, *Acer Negundo* etc.

Man findet auf diese Weise, dass z. B. *Dracaena* einen sehr dicken Celluloseschlauch, der ziemlich stark verholzt ist, besitzt,

Download from The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum

und nach der Quellung in Kalilauge geschichtet erscheint, während die Suberinmassen nur sehr gering ausfallen, und die Mittellamelle dünn ist. Die dünne Wandung der Korkzellen von *Solanum tuberosum* besitzen einen schwach verholzten Celluloseschlauch und eine sehr dünne, stark verholzte Mittellamelle, sowie eine relativ dicke Suberinlamelle. Die dickwandigen Lagen im Korke von *Gymnocladus canadensis* bilden ein sehr günstiges Object. Bei sehr schwachem Erwärmen mit Kalilauge bleibt die ochergelbe Suberinmasse am Orte ihrer Entstehung liegen, und man sieht nun, namentlich an den tangentialen Wandungen, wo die Mittellamelle viel dicker ist, die fünf Lamellen. Aber schon nach genügender Einwirkung von Kali in der Kälte werden alle fünf Lamellen sichtbar und färbt sich die ganz hyalin erscheinende Celluloselamelle mit Chlorzinkjod sofort blau. Auch *Rhamnus cathartica* hat einen geschichteten Kork. In der angegebenen Weise überzeugt man sich auch hier leicht von dem Vorhandensein von fünf Lamellen, sowie von der fast einzig dastehenden Eigenthümlichkeit dieses Korkes, dass die Celluloselamelle in ihrer Dicke ausserordentlich schwankt; sie kann ganz dünn und sehr dick sein, namentlich innenseitig. Bei *Acer Negundo* kommt etwas Ähnliches vor. Hier ist die ochergelbe Färbung mit Kalilauge besonders auffällig, welche sie besonders nach Erwärmen mit Schulze'schem Gemische fast momentan annimmt.

In dieser Weise zeigt jeder der angeführten Korke seine Eigenheiten, alle stimmen aber im Baue aus fünf Lamellen überein.

Aber auch bei jenen Korken, wo, wie bereits auseinandergesetzt, die Celluloselamelle als solche ohne Weiteres nach aussen deutlich abgegrenzt ist, wo aber wie bei *Camellia japonica*, *Strychnos innocua*, *Boswellia papyrifera*, *Viburnum prunifolium*, *Lippia citriodora* und *Broussonetia papyrifera* Mittel- und Suberinlamelle nicht von einander sofort unterschieden werden können, kann man sich durch Kalilauge von der Zusammensetzung der mittleren Lamelle jeder Wand aus zwei Suberin- und der Mittellamelle leicht überzeugen.

An die bisher genannten Korke, bei welchen der innere Celluloseschlauch entweder schon ganz ohne weitere Vorbereitung sichtbar ist, oder überhaupt leicht sichtbar gemacht werden kann, schliessen sich andere an, wo letzteres ebenso der Fall ist, der-

Download from The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum

selbe aber ziemlich dünn ist, und desshalb mehr weniger leicht übersehen werden kann. Hieher gehören z. B. *Quercus Suber*, *Lycium barbarum*, *Betula alba* u. a. Von diesen hat *Quercus Suber* den stärksten, und *Betula* den dünnsten Celluloseschlauch.

Schwierig wird der Nachweis der Celluloselamelle bei solchen Korken, wo dieselbe, und mit ihr gewöhnlich auch die Mittellamelle sehr dünn werden, und daher fast die ganze Masse der Wandungen von der Suberinlamelle eingenommen wird. So z. B. bei *Fagus silvatica* und den Salixarten (*purpurea*, *fragilis*, *rubra*). Aber auch hier gelingt der sichere Nachweis, da, wenn auch die Celluloselamelle sehr dünn ist, sie doch noch als ganz besondere verholzte Schichte existirt, und nach ihrer Isolirung mit Chlorzinkjod sichtbar gemacht werden kann. Da die Fälle schwieriger sind, so will ich sie etwas näher schildern.

Dünne Querschnitte durch den Buchenkork zeigen meist eine ganz homogene Membran von ziemlicher Dicke; und hie und da sieht man die Mittellamelle als sehr zarte Linien angedeutet. Die drei Holzstoffreagentien zeigen keine Spur von Verholzungen. Jedenfalls sind Mittellamelle und Celluloseschlauch viel zu dünn, um im Querschnitte reagiren zu können. Setzt man Chlorzinkjod hinzu, so wird die Mittellamelle etwas deutlicher und brauner; die ganze übrige Membran erscheint dann kaum gelblich gefärbt, mit Ausnahme einer braunen sehr schmalen Schichte, welche indess nur an dickeren Stellen des Schnittes hervortritt, und von der es daher zweifelhaft sein kann, ob sie nicht auf optischer Täuschung beruht. Deutlicher wird dieses alles, wenn man den Schnitt vorher mit Schulze'schem Gemische durch kurze Zeit in der Kälte behandelt. Beim Versetzen mit Kalilauge wird der Schnitt zunächst gelb, welche Färbung beim Erwärmen stärker wird, während die Wände die schon mehrfach erwähnte gekörnelte Structur annehmen. So bald dieses geschehen, ist von der Mittellamelle nichts mehr zu sehen; wäscht man nun mit Wasser aus und versetzt mit Chlorzinkjod, so färbt sich die körnige Masse braungelb und man sieht in ihr eingebettet in Reihen, welche den früheren Lumina entsprechen, längliche Celluloseschläuche liegen, von dunkelblau-violetter Färbung. Da aber die Verkorkung sehr stark ist, so sind die meisten dieser Celluloseschläuche von der gelbbraunen Masse überdeckt und erscheinen so von dunkelbrauner

Download from The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum

Färbung, nur wo ein solcher zufällig frei liegt, erkennt man seine intensive Blaufärbung. Das Schwierige bei diesem Nachweise liegt in der Kleinheit des Objectes und in dem Errathen der richtigen Einwirkungsdauer der Kalilauge. Bei etwas zu starker Einwirkung schmilzt gleichsam das Ganze zu unregelmässigen Ballen zusammen, an welchen nichts mehr zu sehen ist. War die Kaliwirkung zu schwach, so ist von der Cellulosereaction nichts zu sehen. Der Celluloseschlauch, den man auf die angegebene Weise erhält, erscheint nicht structurlos, sondern schräge getüpfelt, gleichsam corrodirt. Bei den jüngsten Korkzellen erscheint er am dicksten, die älteren, welche schon länger den atmosphärischen Einflüssen ausgesetzt gewesen, haben einen ungemein dünnen.

Salix purpurea (Fig. 24) hat an den Zweigen einen noch stärker verkorkten Kork. Derselbe ist wie auch bei den übrigen untersuchten Weidenarten nur zwei- bis vierlagig. Aussen- und Seitenwandungen desselben sind sehr dünn, während die Innenwandung sehr dick und ungemein stark verkorkt ist; stärker als irgend eine andere Korkmembran, wie später noch klar werden wird. Es entsteht hier der Kork in der Epidermis. Die äusserste Korklage wird daher von der Aussenhälfte der Epidermiszellen gebildet, deren Innenwandung sich stark verdickt und verkorkt. Diese Lage besitzt den ursprünglichen Cellulosegehalt der Epidermiszellen und ist daher cellulosereich; hingegen sind die inneren Korkzelllagen ausserordentlich cellulosearm. Erwärmt man einen Querschnitt durch die Rinde von *Salix purpurea* mit Kalilauge unter Deckglas bis zum Momente, wo die Flüssigkeit zu sieden beginnt, so findet man, dass alles Gewebe mit Ausnahme des Korkes ganz hyalin und durchsichtig geworden ist. Dieser hingegen ist dunkelgelb geworden und hat jene eigenthümliche, gestrichelt-gekörnelte Structur erlangt; hie und da bemerkt man in den dicken tangentialen Wänden desselben Tropfen ausgeschieden, welche in der Aussenwandung der ehemaligen Epidermiszellen, die sonst die gleiche Structur zeigt, viel häufiger sind und namentlich die dicke Cuticula blasig auftreiben. Alle Korkwände erscheinen zugleich gequollen. Hat man die Erwärmung auch nur einen Moment weiter getrieben, so ist von dem ganzen Korke nichts mehr zu sehen; es ist derselbe gewissermassen zusammengeschmolzen zu einem Haufwerke von dicken,

Download from The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum

gelben, gekörnelten Ballen, welche theils frei im Reagens herumschwimmen, theils dem Schnitte anhängen. Wäscht man nun die Kalilauge mit Wasser weg und behandelt mit Chlorzinkjod, so sieht man den Celluloseschlauch jeder Korkzelle, welcher womöglich noch dünner wie bei *Fagus* ist. Während sich dieser violett färbt, nehmen die durch die Waschoperation viel heller gelb gewordenen Suberinlamellen, eine dunkelgelbe Färbung an. Auch die Mittellamelle ist hier schwächer noch als bei *Fagus* entwickelt; ich werde später über sie referiren.

An diese beiden Fälle schliessen sich in continuirlicher Abstufung die Coniferenkorke an, welche fast sämmtlich sehr dünnwandig, und stark verkorkt sind. Man kann dieselben in drei Gruppen theilen; in solche, wo sich noch ein Celluloseschlauch nachweisen lässt, der entweder mässig dick (*Gingko biloba*) oder sehr dünn ist (*Cedrus Libani, Taxus baccata*), solche, bei welchen der Celluloseschlauch zweifelhaft, das heisst, nur in einzelnen Zellen bestimmt nachzuweisen ist, in anderen wieder bestimmt nicht zu sehen ist (*Pinus sylvestris, Abies pectinata*) und endlich solche, wo ich mit aller Mühe keinen Celluloseschlauch finden konnte (*Larix europaea, Taxodium distichum, Juniperus communis, Pinus Strobus, Araucaria excelsa*). *Gingko biloba* habe ich bereits früher erwähnt, er gehört zu den leichten Objecten. Alle bisher dargestellten Cellulosereste der Celluloselamellen zeigten mit Chlorzinkjod eine dunkelblaue oder blauviolette Färbung, selbst wenn sie noch so dünn waren. Dieses ist bei den nun zu schildernden nicht mehr der Fall. Im höchsten Falle (*Taxus baccata*) erhält man eine starke röthlich-violette Färbung; bei *Cedrus Libani* ist der Celluloseschlauch nur schwach röthlich - violett gefärbt, ebenso bei den in einem Theile der Korkzellen nachweisbaren Celluloseschläuchen von *Abies pectinata*. Auch bei *Pinus Strobus* scheint in einzelnen Zellen ein kaum sich färbender Celluloseschlauch vorhanden zu sein. Jedenfalls bildet dieser letztere Kork den Übergang zu jenen, wo ein solcher überhaupt nicht nachgewiesen werden kann. Bei diesen wenigen, ganz dünnwandigen Coniferenkorken ist daher das Fünf-Lamellenschema nicht anzuwenden; sie bilden aber auch die einzigen Ausnahmen und sind wie noch später klarer werden wird, das Resultat einer noch weiter vorgeschrittenen Verkorkung.

Download from The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum

Wendet man bei *Taxus baccata* die Kalireaction an, so sieht man, wie gewöhnlich, die sehr dünne Wandung in drei Lamellen zerfallen, welche durch Schichten feinkörniger, gelblicher Massen von einander geschieden werden. Die beiden Celluloseschläuche sind aber weniger consistent als gewöhnlich und ihre äusseren Contouren etwas verwischt. Sie färben sich mit Chlorzinkjod sofort roth-violett, welche Färbung bei längerer Einwirkung stärker wird.

Um dieses Alles bei *Cedrus Libani* sehen zu können, muss man zuerst durch kurze Einwirkung von Chromsäure den rothbraunen Phlobapheninhalt der dünnwandigen Korkzellen herauslösen, ohne zugleich die Mittellamelle zu zerstören, da sonst das Gewebe auseinanderfällt. Erwärmt man dann mit Kalilauge, so sieht man, dass eine innerste Wandschichte widerstandsfähiger ist, und durch die quellende äussere in Form einer gelblichen Lamelle abgehoben wird (Celluloselamelle), welche indessen gegen die Suberinlamelle noch weniger scharf abgegrenzt ist als bei *Taxus baccata*. Die eigenthümliche Quellung, welche sie zeigt, sowie der Umstand, dass sie sich nur schwach röthlich-violett färbt, gerade so, wie ich dies später für verkorkte, aber cellulosehaltige Membranen zeigen werde, deutet einen Suberingehalt an. Dies wird noch wahrscheinlicher, wenn man den Fall von *Araucaria excelsa* betrachtet, wo mit Kali genau derselbe Process vorgeht, sich aber die nach innen abgehobene, noch weniger einer gewöhnlichen Celluloselamelle ähnliche Membranschichte mit Chlorzinkjod kaum merklich gelblich, nie aber, selbst nach mehrtägiger Einwirkung des Reagens nicht, röthlich-violett färbte.

Bei *Araucaria excelsa* fehlt daher der Celluloseschlauch. Es ist hier aber die innere Hälfte der Suberinlamelle etwas widerstandsfähiger als die äussere; wenn diese bereits gelöst ist, zeigt sich die andere noch als zusammenhängende Membran, welche selbstverständlich durch Lösung der äusseren abgehoben werden muss; durch wenig stärkere Einwirkung der Kalilauge wird auch die innere Partie gelöst. Es ist sicher, dass die Ursache der grösseren Widerstandsfähigkeit dieser Partie der Suberinlamelle in einem geringen Cellulosegehalt derselben besteht, welcher grösser sein muss, als in der äusseren; dass das Kalipräparat keine Cellulosereaction erkennen liess, ist nicht

Download from The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum

beweisend, da ich noch zeigen werde, dass in der Suberinlamelle von *Araucaria excelsa* in der That Cellulose vorkommt.

Um mit dem Korke von *Abies pectinata* reagiren zu können, muss man ebenfalls zuerst den braunen Inhalt der Zellen durch kurze Einwirkung von Chromsäure herauslösen. Die Kalireaction zeigt dann nur in einzelnen, namentlich nach aussen gelegenen Zellen einen dünnen Celluloseschlauch, der sich nur schwach röthlich-violett färbt; in anderen sieht man einen farblos bleibenden Schlauch, wie bei *Araucaria*. Bei *Pinus sylvestris* gelang es mir nur in den Korkzellen älterer Borkenschuppen einen Celluloseschlauch nachzuweisen. Bei jüngeren nicht. In der Mehrzahl der Korkzellen aber quillt die Suberinlamelle in ihrer ganzen Dicke gleichmässig an, erhält die körnige, gelatinöse Beschaffenheit, ohne dass irgend welche innere dichtere Lamelle zum Vorscheine käme. Hier fehlt daher die Celluloselamelle, ohne dass aber der Kork cellulosefrei ist, wie ich beweisen werde.

Dieses Letztere findet nun bei den meisten untersuchten Coniferen-Korken statt. *(Larix europaea, Taxodium distichum, Juniperus communis, Abies excelsa)*. Lässt man auf diese Korke, welche sämmtlich sehr dünnwandig sind, concentrirte Kalilauge bei schwacher Erwärmung einwirken, so quillt die Membran und lässt nach Eintreten der eigenthümlichen körnigen Beschaffenheit der Suberinlamellen, drei Schichten erkennen; die homogene, dünne Mittellamelle, an welche sich jederseits die Reactionsmassen der Suberinlamellen anschliessen. Diese gelben Massen, deren Natur alsbald aufgeklärt werden wird, sind bei den Coniferen sehr feinkörnig und etwas consistenter, ferner gegen das Waschwasser etwas widerstandsfähiger, als bei den meisten übrigen Korken.

Aus dem bisher Gesagten geht hervor, dass man alle Korke bezüglich ihres Celluloseschlauches, d. h. der innersten Lamelle ihrer Wandung, in eine Reihe ordnen kann, welche mit Korken beginnt, die eine sehr mächtige, aus reiner Cellulose bestehende Celluloselamelle besitzen, und mit solchen Korken schliesst, welche der Celluloselamelle gänzlich entbehren. Während die Wandung aller übrigen Korke aus fünf Lamellen besteht, haben diese deren nur drei. Die Zwischenglieder jener Reihe werden von Korken

Download from The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum

gebildet, deren Celluloseschlauch mehr weniger stark verholzt ist, oder sogar zum Theile wenigstens verkorkt, und dabei von sehr verschiedener Dicke sein kann. Einige Typen dieser Reihe sind in ihrer natürlichen Ordnung aufgezählt folgende: *Populus pyramidalis* (dicker, aus reiner Cellulose bestehender Celluloseschlauch); *Catalpa syringaefolia* (dünner, aus reiner Cellulose bestehender Celluloseschlauch); *Boswellia papyrifera* (Celluloseschlauch manchmal reine Cellulose, meist sehr schwach verholzt); *Platanus orientalis* (Celluloseschlauch, sehr schwach verholzt, sehr dick); *Pyrus communis* (ebenso dick, stärker verholzt); *Broussonetia papyrifera* (dünner, stark verholzt); *Solanum tuberosum* (noch dünner, verholzt); *Quercus Suber* (sehr dünn, stark verholzt), *Betula alba*, *Fagus silvatica*, *Salix purpurea* (Celluloseschlauch nicht leicht nachzuweisen, sehr dünn); *Abies pectinata* (derselbe fehlt hie und da); *Araucaria excelsa* (fehlt, aber es wird nach innen eine sich licht-gelblich färbende Membran abgehoben, letzte Andeutung); *Larix europaea* (fehlt, Suberinlamelle gleichmässig quellend).

Wo ein Celluloseschlauch vorhanden war, geschah die Abhebung desselben, wo eine solche zur Sichtbarmachung überhaupt nothwendig war, durch eine eigenthümliche Quellung und Auflösung einer anderen Lamelle, die an die Celluloselamelle unmittelbar nach aussen anschliesst, und welche ich als Suberinlamelle bezeichnet habe. Aber auch dort, wo der Celluloseschlauch fehlt, zeigte sich eine Lamelle mit ganz denselben Eigenschaften. Mit dieser Suberinlamelle will ich mich nun beschäftigen, und zwar zunächst etwas ausführlicher bei *Quercus Suber*.

Erwärmt man einen dünnen Querschnitt vom Bouteillenkork unter dem Deckglase mit concentrirter Kalilauge, so bemerkt man erst ein intensives Gelbwerden desselben; dann sieht man, wie die Zellwände etwas anquellen und zugleich jene charakteristische körnige, gestrichelte Beschaffenheit annehmen, die ich schon mehrfach erwähnt habe. In diesem Zustande ist die Mittellamelle deutlich zu sehen; sie ist vollkommen glatt, und jene gelben Massen stammen von einer an sie unmittelbar angrenzenden Schichte, der Suberinlamelle her. An manchen, besonders dünnen Stellen erkennt man eine unregelmässige, aber entschiedene

Download from The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum

Schichtung jener gelben Massen, die Schichten laufen der Mittellamelle parallel; meistens jedoch sind die dichteren, linienförmigen Partien und die Körnchen, welche bei paralleler Lagerung die Schichtung bedingen, mehr weniger unregelmässig in einer gelben, homogenen Masse eingebettet. Bei weiterem Erwärmen schwellen die Wandungen ganz unregelmässig an; an manchen Stellen fast gar nicht, an anderen, sich halbkugelig vorwölbend und die nun auch sichtbare Celluloselamelle nach innen einstülpend. Kommt es nun zum Kochen, so treten die gelben Massen, die bislang, zum grössten Theile wenigstens, zwischen Mittellamelle und Celluloseschlauch eingelagert waren, heraus, gelangen in das Innere der Zelle, oder aus dem Schnitte ganz heraus, in Form von rundlichen oder unregelmässigen Ballen, welche scharf umgrenzt in dem Reagens herumschwimmen. Jeder dieser Ballen ist von einer meist gefalteten Membran umgeben. Kocht man weiter, so wird die Ballenbildung ganz allgemein, fast die ganze Masse tritt heraus und der Schnitt zeigt nun ein starres, aber zartes Netz (Mittellamelle), dessen Maschen je einen zerknitterten, zarten Schlauch umschliessen. (Celluloselamelle.) Hie und da befinden sich zugleich noch gelbe Ballen im Schnitte. Wäscht man nun mit Wasser aus, so verschwindet plötzlich die gelbe Färbung, und die gelben Massen werden mit Rücklassung ihrer Hüllen, die farblos sind, gelöst. Auch die dichteren Körnchen werden mechanisch zum grössten Theile fortgeführt. Chlorzinkjod färbt nun das Netz der Mittellamelle bräunlich, Celluloseschläuche schmutzig-violett, und die Hüllen der Ballen zunächst fast gar nicht, oder mit einem schwachen schmutzig-gelben Ton. Lässt man aber das Chlorzinkjod 24—48 Stunden lang einwirken, so zeigen diese Ballenhüllen Cellulosereaction, welche fast so schön ist, wie die des Celluloseschlauches. Da nun diese Hüllen, sammt ihrem Inhalte aus der Suberinlamelle entstehen, so ist es sicher, dass diese cellulosehaltig ist. Auf die übrigen festeren Theilchen, die Strichelchen und Körnchen, welche ebenfalls aus der Suberinlamelle entstehen, zu reagiren, ist nicht leicht möglich, da sie in der concentrirten Kalilauge liegen und man diese nicht wegnehmen kann, ohne jene mechanisch mitzunehmen. Sie stimmen jedoch in ihrem sonstigen, namentlich optischen

Download from The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum

Verhalten so ganz mit den Hüllhäuten überein, dass an der gleichen Natur derselben nicht zu zweifeln ist. Überdies findet man kleine Membranfetzen, welche alle Übergänge zu den Strichelchen bilden, welch' letztere selbst wieder den Übergang zu den dichteren, körnchenartigen Theilchen bilden. Es sind alle diese Bildungen nichts anderes als Zerstörungsproducte der Cellulosegrundlage der Suberinlamelle, entstanden durch das in der warmen Kalilauge mit grosser Vehemenz quellende Suberin. Es ist aber klar, dass, wenn das Suberin mit der Cellulose vollkommen gleich gemengt die Suberinlamelle bilden würde, so dass an jedem beliebigen Punkte dieser das Suberin in derselben relativen Menge vorkommen würde, es bei der Quellung des Suberins in keiner Weise zur Bildung von Celluloselamellen kommen könnte, wie dies hier thatsächlich der Fall ist (Hüllhäute). Es wird daher die Cellulose in der Suberinlamelle schichtenweise dichter eingelagert sein müssen, daher also suberinreiche mit suberinarmen Schichten wechseln. Der Unterschied dieser Lamellen im Suberingehalt muss sehr gross sein; indem eine suberinreiche Lamelle quillt, zerreisst sie zunächst ihre Cellulose-Basis zu Körnchen und Strichelchen und stülpt die angrenzende cellulosereiche Lamelle ein, dieselbe zugleich herausreissend und zu einer Hüllhaut umgestaltend. Auf diese Weise erklärt sich die eigenthümliche Kalireaction. Es ist klar, dass zu diesem Vorgange eine einzige cellulosereiche Lamelle genügt, welche von zwei suberinreichen eingeschlossen ist. Dass dies die richtige Erklärung ist, geht aus Folgendem hervor. Lässt man Chromsäure nur durch einige Stunden auf einen dünnen Querschnitt einwirken, so werden Mittellamelle und Celluloseschlauch gelöst, und es bleiben die Suberinlamellen zurück, welche sich mit Chlorzinkjod gelb bis braun färben. Dass die Mittellamelle gelöst wird, ersieht man unmittelbar aus der Trennung der Korkzellen von einander; die Lösung des Celluloseschlauches, welcher aus verholzter Cellulose besteht, kann man zwar nicht directe sehen, sie ist aber aus dem Umstande zu erschliessen, dass sich die zurückbleibenden Schläuche gegen Kali ihrer ganzen Dicke nach ganz so wie die Suberinlamelle verhalten, d. h. keine Schichte nach innen absondern. Lässt man aber die Chromsäure 40—48 Stunden einwirken, so färben sich die

Download from The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum

nun noch immer zurückbleibenden Schläuche schön und rein roth-violett mit Chlorzinkjod, zum Beweise des Cellulosegehaltes der Suberinlamelle. Behandelt man sie mit kalter Kalilauge, so quellen sie etwas an, das Suberin wird herausgelöst und tritt Körnchenbildung ein, während die dickeren von ihnen einen geschichteten Bau annehmen.

Den Beweis, dass auch jene Körnchen und Strichelchen von Cellulosepartikelchen herrühren, kann man in der Weise liefern, dass man dünne Querschnitte in kalter concentrirter Kalilauge einige Tage macerirt. Nach drei Tagen fand ich den Celluloseschlauch durch Quellung und theilweise Auflösung des Suberins abgehoben. Von einer Ballenbildung war nichts zu sehen, dazu gehört eine starke und fast momentane Quellung des Suberins. Der Raum zwischen Celluloseschlauch und Mittellamelle zeigte sich theils durch Lamellen, theils durch Körnchen ausgefüllt, welche bei vorsichtigem Wegwaschen der Kalilauge an Ort und Stelle liegen blieben, und sich mit Chlorzinkjod violett bis rosa färbten, während die Mittellamelle eine braune, der Celluloseschlauch schmutzig-violette Färbung annahm.

Damit ist aber auch der Bau der Suberinlamelle völlig aufgeklärt.

Ich habe zu dieser Darstellung den Flaschenkork gewählt; trotzdem derselbe ein schwieriges und wenig instructives Object ist, wegen seines allgemeinen Interesses, das er durch andere ausgezeichnete Eigenschaften hat.

Fast alle übrigen, in dieser Beziehung genauer geprüften Korke sind günstiger. Das lehrreichste, und wirklich ein ausgezeichnetes Object für die Erkenntniss des Baues der Korkzellwand ist der Kork von *Cytisus Laburnum.* Wie Fig. 5 zeigt, ist dieser Kork sehr dickwandig, namentlich in der äusseren Hälfte der Zellen; diese Verdickung kommt fast ganz auf Rechnung der Suberinlamelle, indem Mittellamelle und Celluloseschlauch ganz dünn sind. Dabei zeigt die Suberinlamelle eine schöne Schichtung.

Mit Kalilauge tritt schon in der Kälte intensive Gelbfärbung auf, welche beim Erwärmen fast orange wird, und zugleich treten aus dem Schnitte grosse Quantitäten von körnigen, geballten Massen und losen Körnchen, die in gelatinöser Grundmasse

Download from The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum

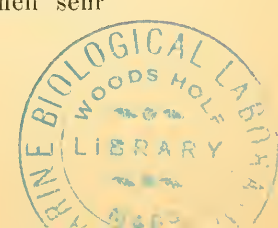
liegen, aus, so wie Mengen von herausgerissenen Membranfetzen. Der behutsam ausgewaschene Schnitt enthält noch immer zurückbleibende, körnige und von den Membranfetzen auch streifige Massen, welche sich mit Chlorzinkjod sofort schmutzig-violett Färben, zum Beweise, dass auch hier Cellulose in der Suberinlamelle vorhanden ist. Nach längerer Einwirkung von Chlorzinkjod werden jene Massen rein roth-violett, und es zeigt sich, dass gerade die Körnchen und Lamellen es sind, welche diese Färbung annehmen. Besonders klar wird dies, wenn man dünne Tangentialschnitte nimmt, die möglichst weit nach aussen entnommen sind, wo der Einfluss der Atmosphärilien bereits lockernd auf die Wandung gewirkt hat. Da erhält man ganz reine Färbungen. Allen Zweifel an der Existenz von cellulosereichen Schichten in der Suberinlamelle lassen Präparate verschwinden, welche man erhält, wenn man kalte concentrirte Kalilauge auf sehr dünne Querschnitte mehrere Tage lang einwirken lässt. Nach fünftägiger Einwirkung zeigte sich die ganze Suberinlamelle dicht mit lauter gleichartigen kleinen Körnchen besetzt, nur Mittellamelle und Celluloseschlauch waren frei davon. Diese Körnchen bestehen, wie soeben gezeigt, aus Cellulose; wäscht man sie weg, so sieht man, wie Fig. 6 zeigt, zwischen Mittellamelle und Celluloseschlauch eine verschieden grosse Anzahl von dünneren Lamellen, welche durch oft breite Zwischenräume von einander gesondert sind. Jede dieser Lamellen bildet für sich einen geschlossenen Schlauch, und färbt sich mit Chlorzinkjod röthlich-violett. Offenbar waren die Zwischenräume zwischen diesen Lamellen von suberinreichen Lamellen eingenommen, welche die Cellulosekörnchen lieferten. Zu eben demselben Resultate gelangt man, wenn man zuerst durch 18 bis 20 Stunden mit concentrirter Chromsäurelösung mazerirt, und dann mit kalter Kalilauge behandelt. Durch erstere Operation werden Mittellamelle und Celluloseschlauch gelöst; die isolirten Suberinlamellen zerblättern sich beim Zusatze der Kalilauge in ihre Schichten, welche sich mit dem Cellulosereagens fast rein röthlich-violett färben; das Aufblättern geschieht durch die Quellung der suberinreichen Schichten; ich konnte bis sieben Schichten zählen; meist sind nur 2—4 deutlich, auch wechselt ihre Zahl mit der Stärke der Verdickung.

Download from The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum

In ähnlicher Weise gelang es mir, bei einer Reihe von Korken den inneren Bau der Suberinlamelle, welcher, wie man sieht, ganz eigenartig ist, klar zu legen, und bei fast allen Korken Cellulose in der Suberinlamelle nachzuweisen.

Bei *Gymnocladus canadensis* blieben nach zweitägiger Einwirkung von Chromsäure Suberinschläuche zurück, welche sich mit Chlorzinkjod sehr schön violett färbten. Ebenso zeigen die körnigen (Kalireaktions-) Massen nach 24stündiger Einwirkung von Chlorzinkjod Cellulosereaction; dasselbe gilt von den hier spärlich entstehenden Membranhüllen der Ballen. Durch sechstägige Maceration mit Kalilauge in der Kälte wird das Suberin aus dem Schnitte fast ganz heraus gelöst und man erkennt nun mit Chlorzinkjod in der ehemaligen Suberinlamelle eine Celluloseschichte; dasselbe Resultat ergibt die Chromsäure-Kalireaction, indem die durch 16—20stündige Maceration isolirten Suberinlamellen in Kalilauge zwar quollen, aber sich nicht in Lamellen spalteten; nach dieser Behandlung zeigen sie Cellulosereaction. Es ist daher hier, wenigstens meistens nur eine einzige Celluloseschichte in jeder Suberinlamelle vorhanden. Dasselbe gilt für *Betula alba* für die dünnwandigen Zellen, während die dickwandigen mit Chromsäure und Kalilauge eine unregelmässige Schichtung erkennen lassen. Ein sehr klares Object ist *Virgilia lutea*; die Korkzellen haben dicke Aussen- und dünnere Innenwände; nach viertelstündiger Maceration in Chromsäure zeigen sie eine schöne Schichtung gerade so wie *Platanus orientalis* und *Cytisus Laburnum*. Nach 40stündiger aber zeigen die restirenden Suberinschläuche mit Chlorzinkjod eine sehr schöne violette Färbung. In Kali gebracht, lassen diese Schläuche ihre Zusammensetzung aus (Cellulose) Schichten erkennen. Aber schon kurzes und schwaches Erwärmen dünner Querschnitte in Kalilauge genügt zu diesem Nachweis. Wäscht man aus und setzt Chlorzinkjod hinzu, so färbt sich die nun deutlich, aber sehr unregelmässig geschichtete Suberinlamelle gelblich, welche Färbung aber nach 24—48 Stunden ganz rein rosa-violett wird.

Boswellia papyrifera verhält sich ähnlich wie *Gymnocladus canadensis*. Bei *Pyrus Malus* zeigten die durch 24stündige Chromsäure-Maceration isolirten Suberinlamellen, mit Chlorzinkjod eine blau-violette, intensive Färbung, was auf einen sehr



Download from The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum

hohen Cellulosegehalt derselben hindeutet, nachdem die so isolirten Schläuche gewöhnlich nur schwache roth-violette oder Rosafärbungen zeigen. Mit Kalilauge behandelt, zeigten sie, wie Fig. 8 ausweist, sehr schöne und zahlreiche Celluloselamellen. Genau dasselbe bietet *Sorbus Aria.*

Sehr instructiv sind *Lycium barbarum* und *Corylus Avellana*, welche in der Suberinlamelle so viel Cellulose besitzen, dass sich die durch Erwärmen mit Kalilauge bildenden Hüllen um die reichlich entstehenden Ballen mit Chlorzinkjod sofort schön röthlich-violett färben, während in den anderen mir bekannten Fällen eine 24stündige Einwirkung dazu gehört. Dabei ist der Lyciumkork ungemein dünnwandig und bildet massenhaft solcher Ballen. Die durch Chromsäure isolirten Suberinschläuche quellen bei Lycium in Kalilauge auf, werden ganz hyalin, zeigen aber keine Lamellenbildung; es ist daher hier nur eine einzige cellulosereiche Lamelle vorhanden, aus der die Ballenhüllen entstehen. Bei Corylus hingegen, erkennt man unter denselben Umständen in der isolirten Suberinamelle eine wenig deutliche und regelmässige Schichtung. Hier erhielt ich ganz dasselbe Resultat durch 15tägige Maceration dünner Schnitte in Kalilauge. Dann zeigen die wenig regelmässigen Schichten der Suberinlamelle sehr schöne Cellulosereaction.

Bei *Populus pyramidalis*, wo man, wie erwähnt, alle fünf Lamellen sofort am Querschnitte sieht, kann man daher auch die Auflösung von Mittellamelle und Celluloseschlauch directe verfolgen. Mit Kali zeigen die allein zurückbleibenden Suberinlamellen, die sich mit Chlorzinkjod röthlich-violett färben, eine schöne und regelmässige Zusammensetzung aus bis 5 und 7 Lamellen bei den dickeren derselben. Ganz ähnlich verhält sich *Platanus orientalis*, wo man dessgleichen die Gliederung der Korkzellwandung in fünf Lamellen sehen kann (siehe Fig. 2); auch hier lösen sich Celluloseschlauch und Mittellamelle unter den Augen des Beobachters in Chromsäure auf; die restirenden Suberinlamellen sind ziemlich dickwandig, namentlich oberseitig, und ganz scharf contourirt; in Kalilauge quellen sie stark an und zerfallen in 3—7 und mehr isolirte und ineinandergeschachtelte Lamellen (Fig. 9), welche der Hauptsache nach aus Cellulose bestehen. Häufig lösen sich einzelne dieser Lamellen ganz ab, zum Beweise,

Download from The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum

dass sie völlig getrennt von einander verlaufen. Dasselbe Resultat ergab die viertägige Maceration dünner Querschnitte in kalter, concentrirter Kalilauge; es zeigte dann die Suberinlamelle eine sehr feine und dichte Körnelung und nach dem Auswaschen, die nun sichtbar gewordenen regelmässigen Schichten mit Chlorzinkjod sehr schön rosa-violett gefärbt.

Auch bei *Fagus* gelang mir derselbe Nachweis mit Chromsäure und Kali. Bei *Castanea vesca* fand ich nach achttägiger Maceration in kalter Kalilauge ebenfalls Schichtung der Suberinlamelle, welche indess nur bei den äusseren, älteren Zellen deutlich war und wie die Reaction lehrte, ebenfalls von Cellulose herrührte.

Aus dem bisher über die Suberinlamelle Gesagten geht hervor, dass in der Suberinlamelle, trotzdem sich dieselbe mit Chlorzinkjod unmittelbar meist nur schwach gelblich färbt, dennoch Cellulose enthalten ist. und wenigstens bei einem Theile der Korke die Suberinlamelle aus abwechselnden cellulosereichen und cellulosearmen Schichten besteht. Es ist ferner sicher, dass die eigenthümliche, körnig-gestrichelte Structur, ferner die Membranhüllen der bei der Kalireaction entstehenden gelben Massen von dem Cellulosegehalte der Suberinlamelle herrühren. Aus der Beschaffenheit der bei der Kalireaction entstehenden Massen kann man offenbar einen Rückschluss auf die Structur der Suberinlamelle machen, da ja jene aus dieser hervorgehen. Wo die entstehenden Ballen mit einer Membranhülle umgeben sind, muss in der Suberinlamelle wenigstens eine sehr cellulosereiche Schichte vorkommen. Der Mangel von Membranhüllen genügt indess zum Nachweise des Fehlens von cellulosereichen Schichten in der Suberinlamelle noch nicht, da zu ihrer Entstehung noch andere besondere Umstände nöthig sind. Wenn man daran festhält, dass auch die Körnchen in den Kalireactionsmassen wenigstens zum Theile von Cellulose herrühren, was zweifellos ganz allgemein richtig ist, so ist es sicher, dass es keinen Kork gibt, der nicht Cellulose in der Suberinlamelle enthielte, da alle untersuchten suberinhaltigen Gewebe jene körnigen Massen geben. Dabei ist es nicht nur möglich, sondern sogar sicher, dass auch verschiedene Theilchen des Suberins selbst gegen Kalilauge verschieden widerstandsfähig sind und daher dieses auch zu ähnlichen Bildungen Veranlassung geben kann. Schon der

Download from The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum

Umstand, dass verschiedene Suberinlamellen sich gegen Kalilauge sehr verschieden bezüglich ihrer Widerstandsfähigkeit verhalten, beweist diese Möglichkeit. Selbst dann, wenn es nicht gelingt, die Körnchen durch Chlorzinkjod wenigstens rosa zu färben, was zum Nachweise ihres Cellulosegehaltes, wie ich noch zeigen werde, genügt, selbst dann ist es noch nicht erwiesen, dass sie nicht Cellulose enthalten, da sie nicht nur zugleich Suberin führen, welches gegen das Eindringen von Jod sehr widerstandsfähig ist, sondern auch durch die gemeinsame Wirkung von Kali und Suberin sehr gequollen sind und sich daher unter allen Umständen nur schwach färben können.

Abgesehen von der Widerstandsfähigkeit, sind auch die Reactionsbilder, welche man mit heisser Kalilauge erhält, bei verschiedenen Korken sehr verschieden von einander. In dem einen Falle erhält man nur feinkörnige Massen, in dem andern nur dickbehäutete Ballen mit oft fast homogenem Inhalte. Zwischen diesen beiden Extremen (*Pinus-Lycium*) findet man alle Übergänge. Diese Verschiedenheiten müssen ihre Ursache in einem verschiedenen Bau der Suberinlamelle haben, d. h. in einer verschiedenen Vertheilung und relativen Menge von Suberin und Cellulose. In dieser Beziehung sind zwei Extreme möglich, von welcher das eine jene Korke umfasst, bei welchen scharf abgegrenzte sehr cellulosereiche mit cellulosearmen Schichten abwechseln, und das andere, wo eine solche Schichtenbildung nicht vorhanden ist. Zwischenbildungen werden dann vorhanden sein, wenn eine solche nur angedeutet ist, durch geringe Ungleichmässigkeiten in der Vertheilung der Cellulose. Ich habe bisher nur Fälle ersterer Art kennen gelehrt, und will nun andere anführen, bei welchen es zweifellos ist, dass Suberin und Cellulose gleichmässig vertheilt sind. Hieher gehören namentlich jene Coniferen-Korke, bei welchen der Celluloseschlauch fehlt oder sehr dünn ist. Bei *Abies pectinata* erhält man mit heisser Kalilauge aus der Suberinlamelle eine gleichmässige, gelatinöse und feinkörnige Masse, welche der Mittellamelle zu beiden Seiten angelagert bleibt, und an dieser auch noch nach dem Wegnehmen der Kalilauge durch Wasser hängen bleibt. Sie färbt sich mit Chlorzinkjod nach längerer Einwirkung schön violett. Ebenso färben sich die mit Chromsäure erhaltenen Suberinschläuche

Download from The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum

mit dem Cellulose-Reagens röthlich violett. Von einer Schichtung ist aber mit Kali nie etwas zu sehen, sondern tritt nur Quellung und eine eigenthümlich gestrichelte Structur ein. Aus diesen beiden Reactionen geht hervor, dass hier Cellulose in der Suberinlamelle zwar sehr reichlich, aber wenn auch nicht gleichmässig, so doch nicht in regelmässigen Schichten vertheilt verkömmt. Von Ballen mit Hüllen ist daher nie etwas zu sehen, während Lycium, wie erwähnt, fast nur solche bildet, und dabei viel dünnerwandig ist.

Ganz so wie *Abies pectinata* verhält sich *Larix europaea*, nur ist hier die Verkorkung noch weiter vorgeschritten, denn es lässt sich hier, wie bereits gesagt, kein Celluloseschlauch nachweisen und es zeigen die feinkörnigen Kalireactionsmassen keine Spur einer Cellulosereaction mehr, womit aufs beste übereinstimmt, dass die mit Chromsäure isolirten Suberinschläuche nur sehr geringe Mengen von Cellulose erkennen lassen. Auch *Pinus Strobus* und *sylvestris*, *Taxus baccata*, *Taxodium distichum*, *Juniperus communis* und *Abies excelsa* geben mit Kalilauge ganz dieselbe Reaction wie *Abies pectinata* und lässt sich auch bei den meisten derselben die Cellulosenatur der feinen Körnchen darthun, dieses ist namentlich deutlich bei der Fichte.

Alle diese Korke sind sehr dünnwandig und daher um so mehr die Suberinlamelle dünn. Es ist aber klar, dass eine so dünne Schichte unmöglich eine wahrnehmbare, complicirte Zusammensetzung aus Lamellen zeigen kann. Eine solche wird man nur bei dickwandigen Korken suchen. In der That zeigten jene dünnwandigen Korke, welche eine Schichtenbildung in der Suberinlamelle aufweisen, immer nur eine einzige oder zwei Celluloseschichten (*Lycium*, *Quercus tuber*), und wo bei einem dickwandigen Korke einzelne Zellen dünnerwandig sind, zeigen diese immer weniger Lamellen.

Obwohl durch das bisher Auseinandergesetzte der Cellulosegehalt der Suberinlamelle sicher gestellt ist, so will ich doch noch einige Worte über diesen Punkt sagen. Ich habe an mehreren Beispielen gezeigt, dass durch kürzere oder längere Einwirkung von Chromsäure die Suberinlamelle blossgelegt und isolirt wird; eigentlich nicht bloss die Suberinlamelle, sondern überhaupt Alles, was Suberin enthält. Ich werde zeigen, dass auch die Mittel-

Download from The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum

lamelle Suberin enthalten kann, und es ist mir sehr wahrscheinlich, dass manche Korke auch in der als Celluloseschlauch bezeichneten Membranlamelle Suberin führen. Doch darüber später; denn diese seltenen Fälle kommen hier noch nicht in Betracht.

Wo daher wie von Wiesner, Flückiger u. A. Cellulose mittelst Chromsäure und Chlorzinkjod nachgewiesen wurde, handelt es sich immer um die der Suberinlamelle. Es ist selbstverständlich und von mir für alle untersuchten Fälle constatirt, dass sich diese durch Chromsäure erhaltenen, Cellulosereaction aufweisenden Suberinschläuche in Kupferoxydammoniak (kurz: Cuoam.) nicht lösen können, und daher die gegentheiligen Angaben unrichtig sind. Da sich nun diese isolirten Suberinlamellen mit Chlorzinkjod immer nur schwach rosa, röthlich-violett, oder gelblich mit röthlich-violettem Stiche färben, und nur ganz ausnahmsweise (*Virgilia lutea*, *Pirus Malus*) schön violett oder blau-violett, und auch die Kalipräparate meist nur schwache Färbungen ergeben, erschien es mir nicht überflüssig, die Cellulosenatur des die Färbung bedingenden Stoffes mit Cuoam zu prüfen. In der That gelingt dies, da wie ich in allen geprüften Fällen constatiren könnte, die Cellulose-Grundlage der Suberinlamellen in Cuoam löslich ist. Ich habe diese Versuche bei mehreren Korken gemacht, beschränke mich aber auf die Betrachtung eines besonders eclatanten Falles, nämlich *Rhamnus cathartica*. Diese Pflanze besitzt einen Kork, der dadurch interessant ist, dass sich die einzelne Korkzelle, was die Stärke des Celluloseschlauches und der Verkorkung überhaupt betrifft, ausserordentlich verschieden verhält; ersterer kann ganz dünn und sehr mächtig sein, und lässt man Chromsäure durch 24 Stunden einwirken, so zeigen die restirenden sehr verschieden starken Suberinschläuche mit Chlorzinkjod alle Nuancen von Rosa bis Blau-violett, was die verschieden starke Verkorkung erweist. Lässt man auf sie, nach dem Auswaschen mit Wasser und Ammoniak, Cuoam durch 1—2 Stunden einwirken, wobei das entweichende Ammoniak zeitweise ersetzt werden muss, so zeigen die Schläuche nachträglich, nach Wegnahme des Cuoam durch Ammoniak und Wasser, mit Chlorzinkjod eine gelbe Färbung mit nur schwachem violettem Stich; aber auch diesen konnte ich durch Wiederholung derselben Operation entfernen.

Download from The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum

Es geht aus diesem Versuche hervor, dass die Rosafärbung jedenfalls auch von Cellulose herrührt. Ich habe denselben auch noch bei *Fagus silvatica*, *Ulmus effusa*, *Betula alba*, *Abies pectinata*, *Pinus sylvestris* u. a. gemacht, immer mit dem nämlichen Ergebnisse. Nach 2—3, in manchen Fällen 5—6 Stunden Einwirkung von Cuoam auf die durch Chromsäure isolirten Suberinschläuche war zum Mindesten der grösste Theil der Cellulose herausgelöst. Ich habe wohl 30 Korke mit Chromsäure und Chlorzinkjod auf den Cellulosegehalt ihrer Suberinlamellen untersucht, und hiebei nur ein einziges gänzlich negatives Resultat erhalten. Daher man wohl ganz allgemein sagen kann, dass die Suberinlamelle in der Regel eine Cellulose-Grundlage besitzt, welche (immer?) in Cuoam löslich ist. In Folge der positiven Resultate mit Cuoam scheint es mir wahrscheinlich, dass auch die Cellulose des Celluloseschlauches in diesem Mittel löslich sein dürfte, doch habe ich mich des geringen Interesses wegen, das dieser Umstand bietet, nur bei *Solanum tuberosum*, *Betula alba*, *Boswellia papyrifera* und *Catalpa syringaefolia* davon überzeugt.

Wenn man von *Larix europaea* absieht, wo sich die durch 20stündige Einwirkung von Chromsäure isolirten Suberinschläuche mit Chlorzinkjod nur schwach ochergelb mit violettem Schimmer färbten, so sind es nur die Salixkorke (*Salix purpurea*, *fragilis*), welche in keiner Weise in der Suberinlamelle, welche hier innen eine ungewöhnliche relative und absolute Dicke besitzt, Cellulose erkennen lassen. Jene besitzt hier überhaupt eine ausnahmsweise grosse Widerstandsfähigkeit gegen kalte Kalilauge und gegen Chromsäure, so dass es mir mit ersterer überhaupt nicht gelang, die gekörnelte, gestrichelte Structur hervorzurufen, indem bei *Salix purpurea* selbst eine 15tägige Einwirkung scheinbar ganz wirkungslos war. Indessen ist ihre Widerstandsfähigkeit gewiss auch keine absolute, da die meisten der übrigen Korke Spuren der Einwirkung von concentrirter kalter Kalilauge erst am zweiten Tage, andere erst später erkennen lassen, also auch viele Stunden lang scheinbar ganz unafficirt in der Lauge liegen. Von ebenso geringer Wirkung ist die Chromsäure, welche selbst nach 10tägiger Einwirkung nicht im Stande ist, eine Cellulosereaction in der Suberinlamelle zu ermöglichen und selbst nach dieser langen Zeit scheinbar wirkungslos war. Nimmt man dazu,

Download from The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum

dass hier auch Mittellamelle, und wahrscheinlich auch die Celluloselamelle zum Theil verkorkt sind, und dass dieser (Salix-) Kork in der Suberinlamelle reichliche Mengen von Wachs enthält, so kommt man zum Schlusse, dass in letzterer der Cellulosegehalt jedenfalls nur sehr gering sein kann. Auf einen solchen glaube ich indessen mit Sicherheit aus der Kalireaction schliessen zu können, welche wie gewöhnlich mit Bildung von Körnchen etc. verläuft.

Bevor ich zum nächsten Gegenstande, zur Besprechung des Verhaltens des Suberinschlauches gegen Salpetersäure übergehe, will ich noch einmal das gewöhnliche Verhalten des Suberinschlauches überhaupt und anknüpfend das abweichende von Callistemon und wahrscheinlich auch anderer Myrtaceen gegen Chromsäure kurz berühren.

Alle bisher betrachteten Suberinschläuche verhalten sich ihrer ganzen Dicke nach völlig gleichartig gegen Chromsäure; und zwar sind sie ungemein widerstandsfähig gegen dieselbe; sehr oft war schon die Rede von einer 20—40stündigen Einwirkung dieses kräftigen Reagens; allein ich habe mich davon überzeugt, dass ganz allgemein selbst eine mehrtägige Einwirkung einen dünnen Schnitt nicht völlig aufzulösen im Stande ist. In allen untersuchten Fällen sah ich selbst nach 4—6tägigem Liegen in Chromsäure unter Deckglas Reste des Korkgewebes, und bei *Abies pectinata* war dies selbst noch nach drei Wochen der Fall. Ich habe bereits erwähnt, dass schon nach kurzer Zeit, oft nur wenigen Minuten, Mittellamelle und Celluloseschlauch gelöst sind, und daher nach etwa einstündiger Einwirkung immer nur mehr die Suberinlamelle zurückbleibt. Diese erscheint anfänglich ganz scharf gezeichnet, wird aber immer dünner und hyaliner, so dass sie oft schon nach 6—8 Stunden so durchsichtig ist, dass man sie übersehen kann, und wofern man sie vom Beginne der Einwirkung an nicht fixirt hat, nur sehr schwer wieder findet. Anfänglich, das heisst nach kurzer Einwirkung der Chromsäure, färbt sie sich mit Chlorzinkjod gelb, nach längerer (12—50stündiger) aber rosa bis violett, und zuletzt wieder nur schwach gelblich. Daraus geht hervor, dass nicht das ganze Suberin gleich leicht in Chromsäure löslich ist.

Ein Theil davon scheint leicht löslich zu sein; durch seine Herausnahme wird die Cellulose blossgelegt, und reagiren dann

Download from The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum

die Schläuche wie diese, wenn auch, der feinen Vertheilung dieser entsprechend, meist nur schwach. Nun tritt das zweite Stadium der Lösung ein, in welchem vornehmlich die freigelegte Cellulose zerstört wird, bis zuletzt der am schwierigsten angreifbare Rest des Suberins zurückbleibt. Aber offenbar begründen diese Löslichkeitsunterschiede des Suberins keine wesentlichen Modificationen des letzteren, da sie nicht grösser sind als die, welche z. B. die Cellulose dem Kupferoxydammoniak gegenüber bietet. Wäscht man von solchen Schläuchen, die schon fast ganz durchsichtig geworden waren, die Chromsäure weg und ersetzt diese durch Wasser, so erscheinen sie wieder scharf und dunkel contourirt, was den hohen Suberingehalt andeutet. Von einer Quellung, oder sonst irgendwie auffälligen Erscheinung ist bei der Einwirkung der Chromsäure nichts zu bemerken. Nur bei Callistemon fand ich eine abweichende Erscheinung. Die nach kurzer Einwirkung allein übrig gebliebenen dünnen Suberinschläuche dieses eigenthümlichen Korkes blieben zunächst vollkommen glatt und scharf contourirt. Nach etwa einer Stunde aber zeigten sie sich eigenthümlich gequollen und blasig aufgetrieben und wie corrodirt, aber nur eine etwa die halbe Dicke derselben umfassende innere Schichte. Die andere äussere Lamelle blieb vollkommen intact und verhielt sich wie eine gewöhnliche Suberinlamelle. Nach einiger Zeit war jene innere Schichte vollständig gelöst und blieb nur die äussere übrig. Da mit dem Callistemonkorke, der von Melaleuca und Myrtus, wie ich noch zeigen werde, namentlich was den Bau der Korkzelle betrifft, völlig übereinstimmt, so ist mir ein gleiches Verhalten gegen Chromsäure auch für diese beiden höchst wahrscheinlich. Doch habe ich bei ihnen jene Erscheinung übersehen, da ich sie bei ihrer Untersuchung noch nicht kannte. Ich bemerke nur, dass auch bei Melaleuca, zuletzt, nach 40stündiger Einwirkung, dünne Lamellen zurückbleiben, welche abweichend von allem andern mir Bekannten, mit Chlorzinkjod keine Spur einer Färbung annehmen. Sie müssen nach dieser Einwirkungsdauer schon alle Cellulose verloren haben und aus reinem Suberin bestehen.

Ich gehe nun zur Besprechung des Verhaltens der Suberinlamelle gegen Salpetersäure oder das Schulze'sche Gemisch über.

Download from The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum

Wenn man einen dünnen Schnitt vom Flaschenkork in Schulze's Gemisch unter Deckglas erwärmt, so werden die Membranen zunächst heller und erfolgt dann durch Lösung der Mittellamelle eine Trennung der Zellen von einander, wobei viele durch die sich reichlich entwickelnden Gasblasen bauchig aufgetrieben werden. Noch bevor indess die Trennung überall erfolgt ist, beginnen sich einzelne, besonders peripherische Zellen des Schnittes zu kräuseln und zusammenzuknittern, was bald alle thun, wodurch ein dichtes Gewirre von dünnen Membranen entsteht. Nun beginnen diese plötzlich stellenweise anzuschwellen, und kurz darauf erscheint der ganze Schnitt zu einer klebrigen Masse zusammengeschmolzen, von einer zähen, viscinösen Consistenz. Es ist dieses kein scheinbares Zusammenschmelzen, etwa eine Lösung zu einer consistenten Masse, sondern ein wahres. Anfänglich erscheint die so entstehende Masse unter dem Mikroskope keineswegs homogen, sondern blasig und zeigt zahlreiche feine Linien. In diesem Zustande zieht sie sich zu Fäden und ist stark klebrig, dabei bei gewöhnlicher Temperatur ziemlich fest. Bringt man absoluten Alkohol hinzu, so wird sie weicher, durchsichtig und zerfliesst, ohne sich indessen zu lösen. In Äther, Chloroform und Benzol hingegen, löst sie sich mit Hinterlassung geringer Reste auf. Ebenso in kochendem Alkohol. Diese Reste zeigen eine fädige Structur und erscheinen in dünnen Lagen fast spinnengewebeartig. Sie stellen offenbar die dem Schulze'schen Gemische widerstandsfähigeren Partien dar. Mit Chlorzinkjod färben sie sich gelbbraun, in Kalilauge sind sie leicht löslich. Setzt man das Erhitzen mit dem Gemische weiter fort, so wird der entstandene Ballen immer homogener und dabei sichtlich kleiner. Er rundet sich dabei ab und ist nun in Äther, heissem Alkohol etc. ohne Rückstand löslich. Seine Grösse ist so bedeutend im Verhältniss zum angewendeten Korkschnitte, dass seine Entstehung aus der Korkmembran schon aus diesem Grunde zweifelhaft wäre, wenn man sie in der angegebenen Weise nicht schrittweise verfolgen könnte. Von den Stoffen der Korkmembran kommt aber nur das Suberin in Betracht, da man, wie man sich leicht überzeugen kann, weder aus reiner Cellulose noch aus verholzten Membranen ähnliche schmelzbare Massen erhält. Während jenes Vorganges

Download from The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum

sind Cellulose und Holzstoff von dem Schulze'schen Gemische unter Zerstörung aufgelöst worden, und aus dem Suberin der Suberinlamelle jene fettähnliche Masse entstanden. Dass die Mittellamelle daran nicht betheiligt ist, zeigt ihre völlige Auflösung vor dem Beginne der Zusammenschmelzung. Behandelt man die eben isolirten mit Chlorzinkjod, so färben sie sich braun, und nur wenige von ihnen zeigen einen freien Celluloseschlauch im Innern, der indessen bald auch verschwindet. Was dann zurückbleibt, ist nur die Suberinlamelle, deren Cellulose aber auch durch die heftige Einwirkung des Reagens zerstört werden muss. Sobald die Schläuche zu schmelzen beginnen, befindet sich in ihnen gewiss keine Cellulose mehr und jene Ballen sind daher das Umwandlungsproduct des Suberins.[1] Bei anderen Korken (*Populus pyramidalis, Platanus orientalis* etc.), wo die Lamellen der Korkzellwand als solche am Querschnitte erkennbar sind, kann man die Entstehung jener Massen aus der Suberinlamelle directe verfolgen, da man die vorherige Auflösung der übrigen ohne Weiteres beobachten kann. Ich bemerke ferner, dass jene fettartigen Massen auch dann noch in unverminderter Menge entstehen, wenn man den Schnitt vorher beliebig lange mit Äther oder heissem Alkohol behandelt. Dieselben Körper erhält man aus jedem beliebigen Korke, oder überhaupt verkorktem Gewebe; wie ich noch zeigen werde, habe ich ihn aus der äusseren und inneren Endodermis[2] von Wurzeln, aus Stamm-Endodermis und

---

[1] Aus dieser Darstellung geht hervor, dass die Döppings'che Korkcellulose ein Ding der Unmöglichkeit ist. Nach Entstehung der Cerinsäure ist beim Bouteillenkork in der eigentlichen Korkzelle alle Cellulose zerstört. Anders verhalten sich aber die Kork-Sklerenchymzellen. Befinden sich solche im Schnitte unter dem Deckglase, so wird ihnen der Holzstoff entzogen und die dickwandigen Celluloseskelette derselben bleiben zurück. Als ich daher Döpping's (Mitscherlich's und Chevreul's) Versuch, der im Erhitzen von Kork mit Salpetersäure bis zur Entstehung von Cerinsäure besteht, im Grossen wiederholte, fand ich in der That bei mikroskopischer Untersuchung den ganzen Cellulose rest, der nur sehr gering war, von den Sklerenchymzellen herstammend. Es hat daher Döpping's und Mitscherlich's Korkcellulose mit dem eigentlichen Korke nichts zu thun. (Siehe den histor. Aufsatz, p. 7.)

[2] Siehe darüber die Aufsätze über die Endodermis und über das Suberin.

Download from The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum

Cuticula und Cuticularschichten dargestellt, mit eben denselben Eigenschaften. In grösster Quantität erhält man ihn aus Korken mit sehr dicken Suberinlamellen, wie *Salix* und besonders *Cytisis Laburnum*. Macht man den Versuch in der Eprouvette, so nimmt man möglichst zerkleinertes Material und erwärmt so lange, bis das starke Schäumen und die Stickstofftetroxydentwicklung aufgehört haben. Dann bemerkt man auf der Flüssigkeit unter Schaummassen verborgen, einen gelben öligen Körper schwimmen, der beim Erkalten zu einer weisslich-gelben, opaken zähen Masse erstarrt. In diesem Zustande enthält sie noch sehr viel Salpetersäure eingeschlossen, nach welcher sie heftig riecht, und von der sie durch längeres Kochen in überschüssiger Wassermenge gänzlich befreit werden kann. Dann stellt sie einen durchsichtigen, geruchlosen honigähnlichen Körper dar, der in Äther, Benzol, Chloroform, heissem Alkohol und Kalilauge leicht löslich ist, angezündet mit heller russender Flamme brennt und bei etwa 30 bis 40° C. schmilzt; in Schwefelkohlenstoff quillt er etwas ohne sich zu lösen. Es ist dieses die Cerinsäure Döpping's. Er nannte sie so, da er sie auch aus dem Cerin (Phellylalkohol Siewert) erhalten haben will. Das Cerin kommt aber bei der Darstellung der Säure aus dem ganzen Gewebe gar nicht in Betracht, da ich gezeigt habe, dass jene nur aus der Suberinlamelle entsteht, und das in Alkohol lösliche Cerin, wie ich zeigen werde, ein krystallisirter, natürlicher Inhaltsbestandtheil der Korkzellen ist, und überdies wie bekannt in nur etwa zwei Procent im Korke verkommt. Dazu kommt, dass Siewert die Entstehung der Cerinsäure aus Cerin läugnet.

Döpping fiel die grosse Menge von Cerinsäure, welche man mit Salpetersäure erhält, nicht auf, da er keine Zahlenangaben darüber macht. Ich fand, dass aus gewöhnlichem Flaschenkork, der mit Alkohol nicht vorher ausgekocht wurde, 43 Procent wasserfreie Cerinsäure entstehen. Aus mit Alkohol zweimal gut ausgekochtem Korke erhielt ich aber, auf das ursprüngliche Gewicht des Korkes bezogen, gerade ebensoviel davon, woraus folgt, dass die in Alkohol löslichen 11 bis 12 Procent Substanz (Cerin, Eulysin. Dekakrylsäure etc., Siewert) an der Entstehung der Cerinsäure keinen Antheil haben. In einem anderen Falle erhielt ich, auf das Gewicht des ausgekochten Alkohols bezogen

Download from The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum

53·7 Procent Cerinsäure, was dasselbe besagt. Mitscherlich,[1] der Döpping nicht berücksichtigte, erhielt durch Behandlung von gewöhnlichem Kork mit Salpetersäure 39·67% „einer fettigen Säure“, offenbar die Cerinsäure. Da die Cerinsäure direete aus dem Suberin entsteht, so muss selbstverständlich für ihre Zusammensetzung die der ersteren massgebend sein. Die Besprechung der daraus folgenden Consequenzen gehört indess nicht hieher und wird dort geschehen, wo es sich um den Stickstoffgehalt der Korkmembran handeln wird. Dorthin verspare ich mir auch alles Historische[2] und aus meinen Beobachtungen zu Folgernde über die Natur des Suberin, indem ich jetzt nur nochmals hervorhebe, dass nach dem bis jetzt Gesagten die Existenz eines bestimmten Stoffes: Suberin, der membranbildend in verkorkten Zellwänden enthalten ist, durchaus festgestellt ist.

Fasst man das über die Suberinlamelle Gesagte kurz zusammen, so ergibt sich zunächst als wichtigstes Resultat, dass die Suberinlamelle, welche nie fehlen kann, da sie es ja ist, welche Membranen zu Korkmembranen macht, von den Aschenbestandtheilen, und dem Wachse bei *Salix*[3] abgesehen, immer aus zwei membranbildenden Stoffen, Cellulose und Suberin (Korksubstanz) zusammengesetzt ist, welche an jedem Punkte derselben neben einander vorkommen. In bestimmten constatirten Fällen (Coniferen) sind diese beiden Stoffe in der ganzen Dicke der Suberinlamelle gleichmässig mit einander vermengt, in andern ist diese von cellulosereichen Lamellen durchsetzt, die sich daraus mehr weniger leicht und vollständig isoliren lassen (*Cytisus*, *Pyrus*, *Virgilia* etc.); die Zwischenräume innerhalb dieser werden von suberinreichen Schichten eingenommen.

Zwischen diesen beiden extremen Fällen kommen durch unvollständige Schichtenbildung alle möglichen Übergänge vor. Das Suberin ist ein bestimmter Membranstoff, der durch sein

---

[1] L. c. p. 311.

[2] Namentlich auch über die vielfach verkannte Cerinsäure Döpp.

[3] Siehe den Abschnitt „Über das Suberin.“

Download from The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum

Verhalten gegen Kalilauge und Salpetersäure mikrochemisch ausgezeichnet charakterisirt ist. Das procentische Verhältniss der Cellulose in der Suberinlamelle ist bei verschiedenen Korken ausserordentlich verschieden. Es gibt sehr cellulosereiche (*Virgilia lutea*, *Corylus Avellana*, höchst wahrscheinlich die meisten der Korke mit dünner Suberin und starker Cellulose-lamelle) und cellulosearme Suberinlamellen (*Larix*); aber auch die von *Salix*, wo sich keine Cellulose nachweisen lässt, enthält deren gewiss. Die Suberinlamelle kann entweder überall gleichmässig und sehr dünn sein, oder überall, oder einseitig, oder stellenweise verdickt sein. Ist sie einseitig verdickt, so ist gewöhnlich die Aussenseite bevorzugt, während in dieser Beziehung für den Celluloseschlauch immer das Entgegengesetzte gilt.

Der Frage, ob in der Suberinlamelle etwa auch Lignin vorkommt, lässt sich experimentell nicht beikommen, kann indessen im Wesentlichen verneint werden, da Holzstoff und Korkstoff offenbar entgegengesetzte physiologische Zwecke und Functionen versehen. Da aber Mittellamelle und Celluloseschlauch in der Regel verholzt sind, so kann die Möglichkeit des Zusammenvorkommens beider in den an die Suberinlamelle angrenzenden Schichten derselben, worüber ich am Schlusse dieses Abschnittes noch sprechen werde, nicht geläugnet werden.

Ich gehe nun zur Mittellamelle über, womit ich alles das bezeichne, was ausserhalb der Suberinlamelle liegt, oder besser gesagt, was zwischen den beiden Suberinlamellen aneinandergrenzender Zellen liegt. Aus dieser Definition folgt unmittelbar, dass diese Korkmittellamelle nicht genau mit dem übereinstimmt, was man gewöhnlich mit Mittellamelle bezeichnet. Zweckmässiger wäre vielleicht der Ausdruck „primäre Membran". In vielen Fällen, namentlich allen dünnwandigen Korken, würde in der That die „Korkmittellamelle" zugleich die wahre primäre Membran sein; allein in fast ebenso zahlreichen anderen ist dieses wieder nicht der Fall, denn die Dicke der ersteren ist lediglich nur davon abhängig, wo die nachträgliche Verkorkung der als Cellulose-Membran angelegten Zellwand beginnt. Die Verkorkung ist aber, wie ich zum Theile schon gezeigt habe,

Download from The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum

und sofort noch deutlicher werden wird, an gar keine Grenzen gebunden, und kann daher beliebig innerhalb oder ausserhalb des Gebietes der primären Membran beginnen; ja sie beginnt selbst in einer und derselben Zelle in der Regel an den tangentialen Wänden an anderer Stelle, als an den radialen und müsste man consequenter Weise, d. h. wenn man sich an die fixirten Begriffe Mittellamelle und primäre Membran halten wollte, für verschiedene Partien der Zellwand gesonderte Darstellungen bereit halten. Dazu kommt noch die Hauptschwierigkeit im gegebenen Falle, z. B. zu entscheiden, ob man es mit der primären Wand oder einem Plus dazu zu thun habe, was bei dünnwandigen Korken überhaupt unmöglich und bei dickwandigen nur mit Hilfe der Entwicklungsgeschichte möglich wäre. So interessant und wichtig es auch gewesen wäre, das Verhältniss festzustellen, welches im Allgemeinen zwischen den in den jungen Korkzellen unterscheidbaren Schichten und der in der fertigen Korkzellwand existirenden stattfindet, so muss ich mich doch zum Theile aus den angegebenen Gründen mit der Betrachtung des fertigen Baues begnügen. Das Wörtchen „Mittellamelle“ in dem hier gebrauchten Sinne, mag daher nur als Abkürzung von „mittlere Lamelle“ betrachtet werden, worunter jene der fünf Lamellen der fertigen Korkzellwand verstanden sei, welche die Mitte einnimmt.

Zunächst sei bemerkt und gezeigt, dass diese Mittellamelle in der Regel aus mehr oder weniger stark verholzter Cellulose besteht. Nicht nur, dass man in jenen Fällen, wo die Mittellamelle als solche leicht im Querschnitte zu sehen ist (*Populus pyramidalis*, *Platanus*, *Passiflora* etc.), den Holzstoff directe nachweisen kann, mit Hilfe der oben angegebenen drei Reagentien und dass es mir in allen Fällen, wo ich den Versuch machte, gelang, Cellulose darin aufzufinden, verhält sie sich in aller und jeder Beziehung ganz so wie die primäre Membran der Holzzellen. Dabei gibt es wie bei dieser in Dicke und Stärke der Verholzung alle möglichen Abstufungen. In manchen Korkzellen genügt schon die Entnahme des Suberins durch Kochen mit Kalilauge, um in der dadurch freigelegten Mittellamelle Cellulose nachweisen zu können (*Cestrum*), in anderen Fällen ist der sichere Nachweis schwieriger (*Quercus Suber*). Wie bereits erwähnt, löst sich die Korkmittel-

Download from The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum

lamelle in der Regel durch kurze Einwirkung von Chromsäure oder warmer Salpetersäure auf, und erfolgt dadurch die Isolirung der Zellen, gerade so wie bei den Holzzellen. Gegen concentrirte Schwefelsäure hingegen ist sie resistent, nur die schwach verkorkten und verholzten Korke besitzen eine in dieser Säure lösliche Mittellamelle (*Catalpa syringaefolia* etc.); bei diesen ist die Mittellamelle sehr cellulosereich, was sich directe nachweisen lässt. Mit Chlorzinkjod färbt sie sich immer gelbbraun, wenn sie sichtbar ist, und nach der Isolirung häufig in schmutzigen, ins Violette ziehende Tönen, was den Cellulosegehalt derselben andeutet. Nur in Ausnahmefällen ist sie, aber immer nur stellenweise, verkorkt; in diesen Fällen kann daher eine völlige Isolirung der Korkzellen durch Chromsäure nicht statt haben. Für solche Korke fehlt sie daher eigentlich stellenweise. Doch darüber später.

Zunächst wende ich mich zum Cellulosenachweis in der Mittellamelle von *Quercus Suber*. Dieser gelingt bei einiger Übung mit völliger Sicherheit immer mit Schulze'schem Gemische, Kalilauge und Chlorzinkjod. Je nach der Art der Anwendung dieser Reagentien erhält man entweder das Cellulosenetz der Mittellamelle für sich, oder dieses mit den Celluloseschläuchen der Celluloselamelle.

Behandelt man unter durch Glasfäden gestütztem Deckglase einen möglichst dünnen und ausgedehnten Tangentialschnitt mit Schulze'schem Gemisch in sehr schwacher Wärme wiederholt ganz kurze Zeit, und untersucht jedesmal mit Chlorzinkjod, so wird man meist schon nach 2—3maliger Operation ein Stadium erkennen, in welchem die Mittellamelle deutlich hervortritt, und wenn der Schnitt, wie gefordert, gross ist, an verschiedenen Stellen alle Stadien der Zerstörung derselben. Solche, wo sie mit Chlorzinkjod deutlich braun bis gelb erscheint, andere der völligen Lösung, und meist zwischen beiden solche, wo sie eine mehr weniger deutliche Cellulosereaction zeigt. Auf diese kommt es an, und sie müssen durch die Glasfäden vor dem Drucke des Deckglases geschützt werden. Setzt man nun nach dem Auswaschen Kalilauge hinzu und erwärmt schwach, so wird die Suberinlamelle fast ganz gelöst, der Celluloseschlauch nach innen abgehoben und man hat nun die Cellulosereste aller Lamellen des Schnittes. Nach dem Auswaschen nimmt dieser mit Chlor-

Download from The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum

zinkjod eine meistens stellenweise reine oder schmutzig-violette Färbung an. Lässt man aber das Präparat in concentrirtem Chlorzinkjod 24—48 Stunden liegen, so färben sich sämmtliche Membranen desselben sehr schön roth-violett. An Stellen, wo der Celluloseschlauch aus der Netzmasche herausgefallen ist, wird der Cellulosegehalt der Mittellamelle unzweifelhaft.

Viel eleganter sind jedoch die Präparate, welche überhaupt nur die Cellulose der Mittellamelle als ungemein feines und zierliches, violettes Netz zeigen. Man erhält sie (beim Bouteillenkork) durch Herauslösen des Suberins aus ganz dünnen Schnitten mit kochender Kalilauge (unter Deckglas), und Behandeln mit warmem Schulze'schem Gemische. Die durch die Kalilauge freigelegten Celluloseschläuche sind in letzterem leichter löslich, als das Netz der Mittellamelle und es gelingt, nach ganz kurzer Behandlung damit, erstere zu lösen, während letzteres zugleich nachträglich die schönste Cellulosereaction zeigt. Diese besteht in einer intensiven Blaufärbung, die nach 1—2 Stunden in Roth-violett übergeht.

In beiderlei Präparaten sieht man, dass die Mittellamelle durchaus keine vollkommen structurlose Membran ist, denn sie zeigt zierliche Porenplatten von ovaler Gestalt.

Ich brauche kaum zu bemerken, dass man diese Methoden, so wie sie sind, nicht auf jeden beliebigen Kork anwenden kann. Sie gelten streng genommen nur für den Flaschenkork. Ist z. B. der Celluloseschlauch etwas dicker und die Mittellamelle dünner, so wird selbstverständlich diese schneller gelöst, und kann man daher gar keine Präparate der zweiten Art erhalten. Dies genüge. Indessen gelang es mir mit grösserer oder geringerer Leichtigkeit bei einer grossen Reihe von Korken, und zwar allen, wo ich mich genügend bemühte, Cellulose in der Mittellamelle nachzuweisen. Es stellte sich dabei das auffällige Resultat heraus, dass der Cellulosegehalt der Mittellamelle von der Stärke der Gesammtverkorkung unabhängig ist. Korke, welche, wie die von *Taxodium distichum*, *Juniperus communis*, *Araucaria excelsa*, *Larix europaea*, *Pinus sylvestris*, *Taxus baccata* und *Pinus Strobus*, sehr stark verkorkt sind, so dass zum Theile der Celluloseschlauch gänzlich fehlt, zeigen eine verschieden dicke, aber immer cellulosereiche Mittellamelle; bei einigen davon gelang der Nachweis

Download from The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum

schon nach Kochen in Kalilauge. Hingegen hat z. B. *Gymnocladus canadensis* einen dicken Celluloseschlauch und wenig Cellulose in der Mittellamelle, welche ebenfalls Tüpfelplatten aufweist. *Cestrum foetidissimum* verbindet hingegen mit dickem Celluloseschlauch auch reichliche Cellulose in der Mittellamelle, und *Betula alba* mit dünnem Celluloseschlauch reichliche Cellulose in jener, u. s. w.

Ich habe überdies noch bei *Pelargonium zonale, Liquidambar styraciflua, Aristolochia cymbifera, Ulmus suberosa, Testudinaria Elephantipes, Dracaena umbraculifera, Gingko biloba, Camellia japonica, Rosa sp., Acer campestre* und *Fuchsia sp.*, in der Mittellamelle Cellulose gesucht und gefunden. In einigen Fällen genügt schon Kalilauge allein, in Verbindung mit andauernder Einwirkung von Chlorzinkjod.

Ebenso wie der Cellulosegehalt, wechselt auch die Dicke der Mittellamelle ausserordentlich und steht in keiner Beziehung zur Stärke der ganzen Wandung. Dickwandige Korke können sehr dünne (*Fagus silvatica, Salix*), oder dicke (*Platanus, Populus*) Mittellamellen besitzen. *Taxodium distichum, Juniperus communis* und *Araucaria excelsa* haben relativ sehr dicke Mittellamellen. Indessen ist dieser Umstand von geringerem Interesse als der, dass in der Regel die tangentialen Wandungen der Korkzellen dickere, oft viel dickere Mittellamellen besitzen, als die radialen. Diese Eigenthümlichkeit steht in einer ganz bestimmten Beziehung zur Function des Korkes, denn es ist klar, dass je dünner die radialen Partien der Mittellamellen sind, desto besser der durch den Kork zu bewirkende Abschluss nach aussen geschehen wird. In Folge dessen sehen wir diese Eigenthümlichkeit Hand in Hand mit anderen die Function des Korkes berührenden Eigenschaften gehen, die zum Theile erst viel weiter unten besprochen werden können. Ich erwähne hier nur, dass jene Eigenthümlichkeit um so schärfer ausgesprochen ist, je dünner die von der Pflanze gebildeten Korklagen sind; daher zeigt dieselbe der Flaschenkork, der Kork von *Acer campestre* u. a. nicht, oder nur andeutungsweise, während sie bei *Populus pyramidalis, Pyrus communis, Ulmus effusa, Pinus Strobus. Abies pectinata, Nerium Oleander, Broussonetia papyrifera* etc. sehr auffällig ist. In vielen Fällen erscheinen sogar die tangentialen Partien besonders

Download from The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum

verdickt, während die radialen ganz dünn, kaum sichtbar sind oder in der That theilweise fehlen, d. h. ebenfalls verkorkt sind. Solche Fälle bieten, wenigstens bei einem Theile der Korkzellen, *Virgilia lutea*, *Cytisus Laburnum* und *Pyrus Malus*. Auch zeigt sich, dass der Dicken-Unterschied um so bedeutender ist, je grösser der Unterschied vom radialen und tangentialen Durchmesser der Korkzelle ist. Isodiametrische Korkzellen weisen die geringsten Unterschiede im Baue der tangentialen und radialen Wände auf. Diese verschiedene Dicke der Mittellamelle an einer und derselben Zelle kann als Ausdruck dafür angesehen werden, dass die Verkorkung der Wandung nicht allseitig in derselben Schichte der Wandung beginnt. In den radialen Wandungen beginnt sie in der Regel näher der Mitte, als in den tangentialen, d. h. die beiden Lamellen, in welchen die Verkorkung beginnt, und von welchen aus sie nach dem Inneren der Zelle zu gerichtet fortschreitet, liegen dort näher an einander, als in den tangentialen Wandungen. Dies kann so weit gehen, dass die Mittellamelle in einer meist mittleren gürtelförmigen Zone der radialen Wandungen vollständig fehlt, d. h. verkorkt ist. Wo dieses der Fall ist, kann man die Korkzellen zwar in radialer, nicht aber in tangentialer Richtung durch Maceration mit Chromsäure oder Salpetersäure von einander trennen. Es gibt viele Korke, wo dieses letztere bei einem Theile der Korkzellen der Fall ist, bei einem anderen Theile aber nicht; wo also nur eine gewisse Anzahl der radialen Mittellamellen theilweise verkorkt sind: so *Virgilia lutea*, *Cytisus Laburnum*, *Melaleuca styphelioides*, *Eucalyptus Globulus*, *Myrtus communis*, *Callistemon*, *Pyrus Malus*, *Heterocentran roseum*, *Lasiandra floribunda*. Bei einigen dieser Pflanzen scheint allerdings das Fehlen der Mittellamelle in einer gürtelförmigen, tangential gerichteten Zone der Radialwände zur Regel zu gehören, so bei den angeführten Melastomaceen und Myrtaceen, bei den übrigen eine theilweise Verkorkung der Mittellamelle nur gelegentlich aber häufig vorzukommen. Wenn man solche Korke mit Chromsäure macerirt, so lösen sie sich in tangentiale Streifen von Zellenbreite auf, da die Suberinschläuche seitlich fest zusammenhangen bleiben; dieses letztere thun sie indess nie ihrer ganzen Wandbreite nach, sondern nur mit einem mittleren Theile ihrer radialen Wände, da nur dieser verkorkt ist. Hie und da, stellen-

Download from The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum

weise auch häufiger, trifft man aber auch vollständige Trennung in tangentialer Richtung.

Anders, viel regelrechter und ganz durchgreifend entwickelt, ist dieselbe Erscheinung bei *Salix purpurea*, *fragilis*, *rubra* und *amygdalina*, d. h. allen Arten, die ich überhaupt untersucht habe. Wie schon einmal erwähnt, haben die Salixkorke, die aus nur sehr wenigen Korkzellagen bestehen, sehr dicke und stark verkorkte Innen- und sehr dünne Aussen- und Seitenwände; ferner einen sehr dünnen Celluloseschlauch. Versucht man sie mit Chromsäure zu isoliren, so gelingt dies nur in radialer Richtung vollständig, da die tangentialen Partien der Mittellamellen in Chromsäure ziemlich leicht löslich sind. Hingegen bleiben sie seitlich mit ihren dicken Innenwandungen vollständig verbunden, während die äusseren Partien der Seitenwandungen leicht von einander trennbar sind. Es sind also hier die dicken Innenwandungen der Korkzellen seitlich untrennbar, fest miteinander verschmolzen, gerade so, wie dies bei den stark cuticularisirten äusseren Schichten der Aussenwandung der Epidermiszellen häufig der Fall ist.

In diesen gürtel- oder ringförmigen Zonen der Korkzellen ist daher auch die Mittellamelle völlig, oder theilweise verkorkt, aber ihrer ganzen Dicke nach. Von den in eben der Dicke, wie sie den tangentialen Wandungen eigen ist, ausgebildeten radialen Mittellamellen von *Quercus Suber*, bis zu den theilweise verkorkten, findet sich eine endlose Reihe aller möglichen Übergänge, welche das Streben zur Verkorkung der die Function der Korkhülle offenbar beeinträchtigenden radialen Partien der Mittellamelle aufs klarste darthun.

Sowie es aber Korke gibt, bei welchen die Mittellamelle stellenweise gänzlich verkorkt, so gibt es auch einen, wo die Korklamelle so weit von der mittleren Ebene der Wandung entfernt ist, dass die Mittellamelle die mächstigste Schichte der Zellwand darstellt. Suberinlamelle und Celluloseschlauch sind bei dem Korke von *Aristolochia cymbifera* ungewöhnlich dünn und schwierig nachzuweisen, während die stark verholzte „Mittellamelle" in dem dünnwandigen Korke relativ so dick ist, dass dieser mit den drei Holzstoffreagentien fast reine Holzstoffreactionen gibt. Es bildet dieser Osterluzei, wie noch einige

Download from The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum

Verwandte, grosse Korkmassen, welche aus weitlumigen, leeren Zellen bestehen, und am Stengel breite, wulstige Flügel bilden, die eine undeutliche Schichtung zeigen. Mit Schulze'schem Gemische erwärmt, tritt Cellulosereaction in der ganzen Dicke der Membran abweichend von allen anderen Korken, ein, da die dünnen Suberin- und Celluloselamellen bald gelöst werden. Dasselbe geschieht mit kochender Kalilauge, welche das Gewebe scheinbar gar nicht afficirt. Nach diesen Reactionen zu schliessen, könnte man glauben, es mit einem Scheinkork, oder einem falschen Korke zu thun zu haben, d. h. mit einem aus typischem Korkcambium entstehenden Gewebe, das aber nicht verkorkt. Behandelt man aber in der Wärme sehr schwach mit Salpetersäure, setzt dann etwas concentrirte Kalilauge hinzu und erwärmt wieder sehr schwach, so tritt eine oft kaum bemerkbare Suberinreaction ein, und man kann nach dem Auswaschen den ungemein zarten Celluloseschlauch, der nach innen abgehoben wurde, mit Chlorzinkjod erkennen. Es sind dieses der am schwächsten verkorkte Kork, und die dünnste Celluloselamelle, welche mir vorgekommen waren. Die Suberinlamelle ist so dünn, dass es gar nicht zur Bildung von Cerinsäure kommt. Diesem Korke in mehrfacher Beziehung ähnlich, ist der der *Malpighiaceae Peixotoa sp.*, welche ganz ähnlich beschaffene, aber stärker verkorkte Korkmassen bildet, mit ziemlich dickem, schwach verholztem Celluloseschlauch. Auch die Korkzellen von *Passiflora limbata* verhalten sich ähnlich.

Zum Schlusse sei noch Einiges über die „Zwischenlamelle" gesagt. Es ist von vorne herein anzunehmen, dass die Wandung an der Berührungsfläche je zweier Lamellen eine andere Zusammensetzung hat, als in den entsprechenden, sich berührenden Lamellen, und im Allgemeinen zwischen je zwei dieser Übergänge stattfinden werden. Es ist in der That, namentlich bei der Mittellamelle, eine von mir häufig beobachtete Erscheinung, dass die isolirten Lamellen nicht vollkommen scharf gezeichnet sind. Wenn aber z. B. die an die Suberinlamelle angrenzenden Schichten der beiden anderen Lamellen sehr geringe Mengen von Suberin enthalten, so müssen die betreffenden Contouren derselben, nach Isolation mit Kali, wodurch das Suberin gelöst wird, verwischt und unscharf sein. Das, was bei der Mittellamelle

Download from The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum

eine ganz gewöhnliche Erscheinung ist, zeigt sich auch genug häufig bei der Cellulosclamelle. So bei *Salix*, *Taxus baccata*, *Cedrus libani*, *Abies pectinata* u. v. a. Bei diesen Korken ist zugleich die Erscheinung so auffällig, dass man mit Fug und Recht von einer schwachen Verkorkung der äusseren Partie der Celluloseschläuche sprechen könnte.

Indessen scheinen mir diese Erscheinungen von geringem Belange zu sein, und will ich durch das Gesagte nur darauf hingewiesen haben, dass die Grenzen der Lamellen häufig keine ganz scharfen sind, etwa wie die der drei Membranen der Holzzellen.

Hingegen bemerkt man bei genauerer Untersuchung einzelner Korke, an der Grenze der Suberin- und Cellulose-lamelle eine eigene sehr dünne Schichte, welche ich als „Zwischen-lamelle" bezeichne. Ich fand sie bei *Populus pyramidalis* und *Platanus orientalis*, habe indessen im Allgemeinen zu wenig auf sie geachtet, um etwas über ihre Verbreitung sagen zu können. Mit Erfolg zu suchen wäre sie aber nur bei dickwandigen Korken, mit gut differenzirten Lamellen. Bei den genannten beiden Korken färbt sich die Mittellamelle mit Chlorzinkjod braun, die Suberinlamelle schwach gelb, und die Zwischenlamelle wieder braun. Der Celluloseschlauch ist bei *Populus pyramidalis* reine Cellulose, und bei der *Platane* schwach verholzte. Aus den Färbungen geht unmittelbar hervor, dass die Zwischenlamelle wie die Mittellamelle aus stark verholzter Cellulose besteht. Damit stimmt ihr Verhalten gegen Schulze'sches Gemisch und die Holzstoffreagentien überein. Es ist daher bei diesen Korken der Celluloseschlauch nochmals in zwei Schichten differenzirt, in eine äussere sehr schmale, stark verholzte und eine innere reine oder schwach verholzte Celluloseschichte, und die ganze Wand besteht aus sieben differenten Schichten. Siehe Fig. 1 und 2 *g*, Zwischenlamelle.

Die Hauptresultate der vorstehenden Abhandlung lassen sich kurz folgendermassen zusammenfassen.

Mit wenigen Ausnahmen besteht jede Korkzellwand aus fünf Lamellen: Einer mittleren, zwei Suberin- und zwei Cellu-

Download from The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum

loselamellen. Bei wenigen Korken fehlen die Celluloselamellen, noch seltener sind diese in zwei differenzirt, von welcher die äussere die „Zwischenlamelle“ ist. Die Mittellamelle besteht aus stark verholzter Cellulose, nur selten ist sie an bestimmter Stelle verkorkt. Die Suberinlamellen sind die typischen Schichten der Korkzellwand, sie sind es im Allgemeinen allein, welche nebst Cellulose das Suberin führen. Die Celluloselamellen, nach aussen an die Suberinlamelle, nach innen unmittelbar an das Lumen angrenzend, bestehen manchmal aus reiner, meist aus verholzter Cellulose. Das Suberin ist ein ganz bestimmter Zellwandstoff, ebenso gut wie Cellulose, Holzstoff etc.

Die Aufgabe der folgenden beiden Aufsätze soll nun darin bestehen, zu zeigen, zunächst, welchen Antheil obgenannte Lamellen in concreten Fällen an dem Aufbau der Korkzellmembran haben, und welche Gesetzmässigkeiten sich hiebei ergeben, und dann, was sich auf Grund der bezüglich des Suberins gefundenen Facta mit Berücksichtigung der vorhandenen Literatur über das Suberin Bestimmtes aussagen lässt.

β. Über das Suberin.

Ich habe im historischen Abriss gezeigt, dass sich bezüglich der Natur dieses Körpers zwei Ansichten diametral gegenüberstehen: Während die Einen, Payen an der Spitze, in dem Suberin nichts Anderes als eine sei es physikalisch modificirte, sei es durch fettartige und stickstoffhaltige Stoffe infiltrirte Cellulose sehen, erkennen andere, ebenso gewichtige Autoren in dem Suberin einen ganz bestimmten der Korkzellwand eigenthümlichen, membranbildenden Stoff. Im dritten Abschnitte habe ich nun nachgewiesen, dass es in jeder Korkzellwand, die zwei Zellen angehört, zwei Lamellen gibt, welche nebst Cellulose einen ganz bestimmten Stoff enthalten, der gegen Kalilauge und Salpetersäure in eigenthümlicher Weise, ganz abweichend von Cellulose und Holzstoff reagirt, und als der für die verkorkte Zellwand charakteristische Stoff betrachtet werden muss. Jene Lamellen habe ich Suberinlamellen genannt, und damit angedeutet, dass das Suberin der sie charakterisirende Stoff sei. Dadurch habe ich zugleich sicher gestellt, dass es in der That ein Suberin gibt.

Download from The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum

Ich habe gezeigt, dass beim Bouteillenkork nach einer gewissen Dauer der Einwirkung von Salpetersäure oder Schulze'schem Gemische, von der ganzen Wandung nur mehr das durch die heftige Reaction allerdings modificirte Suberin übrigbleibt, und dieses weiter in einen Körper übergeht, den ich Cerinsäure genannt habe, mich auf Döpping beziehend.

Ich bemerke nun, dass die Bildung dieses Körpers aus Kork schon lange bekannt ist. Schon Brugnatelli liess 1787 Salpetersäure auf Kork einwirken und bemerkte die Bildung dieser Substanz. Dann sah 1797 Bouillon Lagrange[1] nach Erhitzen von Kork in Salpetersäure die auf der Flüssigkeit schwimmende harzige Masse. Fourcroy[2] sagt etwa um 1801 (l. c. p. 99; ich gebe hier eine Übersetzung der betreffenden Stelle): In dem Masse, als sich der Kork in Korksäure verwandelt, entsteht eine gelbe, weiche Materie, welche auf der Oberfläche der Flüssigkeit schwimmt, und einem Harze oder Fette sehr ähnlich ist. Es ist dieses nichts Anderes, als die gelbe Masse, welche man auf Salpetersäure schwimmen sieht, in welche Korke gefallen sind.

Chevreul[3] erhielt durch Erhitzen von mit Wasser und Alkohol ganz ausgezogenem Kork mit Salpetersäure 22·4 Procent Korksäure, 7·6 Procent Oxalsäure, 1 Procent eines weissen Rückstandes, den er für Holzfaser[4] erklärt, und **11 Procent[5] einer in Alkohol löslichen Masse.** Boussingault[6] erhielt

---

[1] Annal. d. Chim. XXIII, p. 42 und Journ. der Pharmac. von Trommsdorf VI. 152. (Nach Siewert, l. c. 130.)

[2] Systême des connaissances chimiques, par A. F. Fourcroy; Tome VIII, p. 98: Du Suber.

[3] Sur le moyen etc. Annales de Chimie, Tom. 96, p. 179.

[4] Von welcher ich gezeigt habe (Dies. Abh. p. 51), dass sie von den Sklerenchymzellen des Korkes herrührt, da die eigentliche Korkcellulose schon längst zerstört ist.

[5] Dieses bedeutende Minus gegenüber den von mir und Mitscherlich gefundenen Zahlen erklärt sich durch den Umstand, dass bei weiterem Erhitzen mit Salpetersäure, der Körper wieder zerstört wird.

[6] l. c. p. 120. In der Übersetzung (Annalen der Pharmac. 1836, p. 310) ist unrichtiger Weise angegeben, dass der genannte Stoff „semblable à la cire“ (von Chevreul) Cerin genannt wurde; dies ist ein Übersetzungsfehler. Flückiger (l. c. 334), der wusste, dass das Korkwachs oder

Download from The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum

aus dem Cerin, einem Bestandtheile des Korkes, mit Salpetersäure Oxalsäure und einen Stoff **„semblable à la cire“**. Döpping[1] war der erste, der diesen Körper untersuchte. Er nannte Cerinsäure, die wachsartige, flüssige Masse von braungelber Farbe, welche sich bei der Oxydation des Korkes mit Salpetersäure auf der Oberfläche der Säure abscheidet. Döpping hielt diese Masse indessen für das Product der Einwirkung der Säure auf das Korkwachs (Cerin) allein, und wählte daher jenen Namen; er glaubte in der That die Cerinsäure directe aus dem Cerin nebst Oxalsäure erhalten zu haben, ähnlich wie dies Boussingault auch that. Da er nun aber einen ganz ähnlichen Körper[2] aus dem in heissem Alkohol unlöslichen Theile des Korkes erhielt, so schloss er irrthümlich, man könne aus diesem durch Alkohol nicht alles Cerin ausziehen. Dazu ist zu bemerken, dass, wie die Analysen zeigen, und M. Siewert nachgewiesen hat, Döpping das Cerin im reinen Zustande gar nicht kannte, sondern ein Gemenge von Cerin und Eulysin (M. Siewert) vor sich hatte, welches zwar beim Erwärmen mit Salpetersäure schmilzt und ein ähnliches Aussehen annimmt, wie der aus Suberin (Chevreul) entstehende Körper, damit aber keineswegs identisch, und überhaupt kein bestimmter einfacher Körper ist. Döpping wendete daher den Namen Cerinsäure auf zwei Körper an, die in der Wirklichkeit gar nichts mit einander zu thun haben. Den Namen leitete er von der Entstehungsart des einen ab, der gar kein bestimmter Körper ist, die Analysen machte er mit dem andern, der, wie ich genau nachgewiesen habe, nur aus dem Suberin der Suberinlamelle seinen Ursprung nimmt, und daher höchst wahrscheinlich der Hauptmasse nach aus einem bestimmten Körper besteht. Auf diesen letzteren Körper, auf welchen sich allein die Cerinsäure-Analysen Döpping's beziehen, ist daher forthin der Name Cerinsäure anzuwenden.

Cerin (Chevreul's), welches Boussingault Korkharz nannte, ein anderer Stoff sei, sagt daher, letzterer habe das mit Salpetersäure erhaltene Oxydationsproduct, die Cerinsäure Döpping's, Cerin oder Korkwachs genannt. Diese Consequenz ist eine nothwendige, aber unrichtige Folge jenes Übersetzungsfehlers.

[1] L. c. p. 292.

[2] Von einem sicheren Nachweis der Identität ist bei ihm keine Rede.

Download from The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum

Da nun diese aus dem Suberin allein entsteht, so ist die Kenntniss ihrer Zusammensetzung von grosser Bedeutung für die des Suberins. Döpping fand folgende procentische Zusammensetzung für die Cerinsäure: C = 64·65—64·92; H = 8·77—872; 0 = 26·58—26·36; er fand sie ferner stickstofffrei.

Mitscherlich erhielt aus dem Flaschenkorke, wie bereits erwähnt, 39·67 Procent „einer fettigen Säure", offenbar Cerinsäure, er erkannte überhaupt das eigenthümliche Verhalten des Korkstoffes gegenüber der Salpetersäure vollständig, und sagt, dass man diesen dadurch sehr leicht von der Cellulose unterscheiden könne; ferner sagt er, dass die ersten Producte bei der Oxydation mit Salpetersäure röthlich gefärbt, beim Kochpunct der Salpetersäure schmelzbar und Alkohol löslich sind. Ferner gleich darauf, dass man dieselben Producte aus den Schalen der Kartoffeln und der Cuticula von *Aloë Lingua* erhält; darunter kann immer nur die Cerinsäure Döpping's gemeint sein, von der dieser nur die unglückliche Idee hatte, dass sie nur aus dem Cerin entstehen könne, wodurch er, sowie durch den Namen alle Chemiker irreführte. Auch Mitscherlich übersah ganz, dass jene ersten Oxydationsproducte Döpping's Cerinsäure sind, von welcher er unter dem Namen einer „fettigen Säure", die in Alkohol löslich ist, bei dem Kartoffelkork 6·2 Procent und Eichenkork 39·67 Procent erhielt.

Es ist daher irrthümlich, wenn Sachsse[1] aus Mitscherlich's „fettiger Säure" einfach „fette Säuren" macht, und wenngleich das dort gemachte, Mitscherlich zugeschriebene Raisonnement vollkommen richtig ist, so ist daran zu erinnern, dass dieser dasselbe nirgends gemacht hat, und auch nicht machen konnte, da er, wie gesagt, unter „fettiger Säure" das verstand, was sich nach dieser meiner Untersuchung als Cerinsäure entpuppt hat, und davon ganz wohl wusste, dass sie aus der Wand selbst entsteht. Ich habe aus mit Alkohol ausgekochtem Korke 53·7 Procent und aus nicht ausgezogenem 43 Procent dieser Säure erhalten.

Aus allen diesen Angaben geht aufs klarste hervor, dass die Cerinsäure, wenn sie auch bisher gewiss nicht rein dargestellt wurde, ein ganz bestimmter Körper ist, der nur aus dem Suberin

[1] L. c. p. 156.

Download from The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum

und zwar in grossen Quantitäten entsteht. Nichtsdestoweniger fand sie von chemischer Seite noch gar keine nähere Berücksichtigung, obwohl die Feststellung ihrer Formel und Constitution von grösster Wichtigkeit für die Erkenntniss des Wesens des Suberins wäre.

Ich habe bereits erwähnt, dass auch Schacht die Entstehung der Cerinsäure mit Salpetersäure sah, diese Auffindung aber in so ungenügender Weise verwerthete, dass sie fast ganz vergessen und nie mikrochemisch benützt wurde, bis sie G. Haberlandt endlich (1874) für gänzlich irrthümlich erklärt. Ich wiederhole, dass ich denselben Körper, die Cerinsäure, aus allen möglicher Korken, aus verschiedenen Cuticula-Arten und Stamm- und Wurzelendodermen erhalten haben, lauter Gewebe, welche kein Cerin enthalten, denn dieses hat mit dem Suberin ebenso wenig zu thun, wie irgend ein anderer specifischer Inhaltsstoff mit der Wandung. Es ist ein nur dem Inhalte der Korkzellen von *Quercus Suber* eigenthümlicher Körper, der daselbst, wie ich zeigen werde, in bisher von den Mikroskopikern übersehenen Krystallen vorkommt.

Aus der durch Döpping bekannten Zusammensetzung der Cerinsäure, welche nach allem Gesagten der des Suberins am nächsten kommt, ist aber mit grösster Sicherheit 1. auf den Stickstoffmangel des letzteren zu schliessen, dann 2. auf einem etwa 65 Procent Kohlenstoff und 8·75 Procent Wasserstoff übersteigenden Gehalt, da die Cerinsäure an diesen beiden Elementen so viel enthält, und ein Oxydationsproduct des Suberins ist, welches dabei jedenfalls eine Einbusse an diesen beiden Elementen erlitten haben muss. 3. Kann man aus der Entstehung der fettartigen und mit Kali verseifbaren Cerinsäure auf eine ähnliche chemische, fettartige Natur des Suberins schliessen. Wenn man in der That dem Process der Kalieinwirkung unter dem Mikroskope genau zuzieht, so wird man nicht an eine Zerstörung erinnert, sondern an eine directe Lösung, d. h. Verseifung. Sobald die Temperatur der Kalilauge einen bestimmten Grad erreicht hat, erfolgt momentan starke Quellung und Lösung des Suberins, während dadurch zu gleicher Zeit die Cellulosegrundlage zerstört, und in tausende von Stücken zerrissen wird. Es ist eigenthümlich, wie durch die Kalilauge der Kork gelb

Download from The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum

gefärbt wird, und in derselben Weise auch die gelbe Färbung der Cerinsäure verstärkt wird, wie Mitscherlich zuerst angab. Dass das Suberin einen 65procentigen Gehalt an C und 8·75procentigen an H übersteigenden Gehalt haben muss, geht auch directe aus den Analysen des Korkgewebes hervor, welches von *Quercus Suber*, nach Döpping[1] im gereinigten Zustande 67·8 C und 8·7 H enthält, nach Mitscherlich im ungereinigten Zustande 65·73 C und 8·33 H; da nun im Flaschenkorke viel mehr Cellulose enthalten ist, als man bisher glaubte, muss auch der C-Gehalt des Suberins grösser sein, als man bisher vermuthete.

Da ich in allen Lamellen der Wandung eine reichliche Cellulosebasis nachwies, und zwei dieser Schichten, welche der Dicke nach zusammen mindestens die Hälfte der Wandung ausmachen, sogar ganz und gar nur aus stärker oder schwächer verholzter Cellulose bestehen, also suberinfrei sind, so ist es ganz unmöglich, dass in der Wandung weniger als 20—30 Procent Cellulose und Holzstoff vorhanden sind. Ich bin der Überzeugung, dass diese Minimalzahl entschieden zu tief gegriffen ist. Da die beiden suberinfreien Lamellen verholzt sind und zwar zum Theil stark, zum Theil schwächer, so kann man für sie getrost 50 Procent Kohlenstoff annehmen, nämlich den mittleren Kohlenstoffgehalt des Holzes; nimmt man ferner 67 Procent Kohlenstoff im Korke an, und 30 Procent verholzte Cellulose, so ergibt sich für das Suberin des Flaschenkorkes ein C-Gehalt von 74·2 Procent; fast genau dieselbe Zahl erhält man, wenn man 25 Procent verholzter Cellulose von 45 Procent C-Gehalt annimmt, welche Annahmen noch immer im Bereiche der Möglichkeit liegen. Der von R. Sachsse[2] errechnete Cellulosegehalt von 9 Procent ist entschieden zu gering; derselbe wusste nichts von der Verholzung[3]

[1] Nach Sachsse (l. c. p. 153) bezieht sich Döpping's Arbeit auf einen Kork unbekannter Abstammung. In der That erwähnt dieser nirgends des Namens des untersuchten Korkes, welcher aber kein anderer als gewiss Bouteillenkork war. Dies geht mit völliger Gewissheit aus dem Umstande hervor, dass Döpping aus seinem Korke (unreines) Cerin darstellte, das nur im Flaschenkorke vorkommt. Auch Hofmeister bezog Döpping's Analysen auf Flaschenkork. Pflanzenzelle, p. 252.

[2] L. c. p. 154.

[3] Bei Berücksichtigung dieser, und sonstigen gleichen Annahmen erhält man 10 Procent Cellulose.

Download from The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum

der Cellulose, und setzte den C-Gehalt des Suberins auf 70 Procent. Ich glaube bestimmt sagen zu können, dass das Suberin mindestens 73—74 Procent C. enthält, denn was die einzige geschätzte Zahl betrifft, die bezüglich des Cellulosegehaltes, so überzeugt jedes gelungene Kalipräparat sofort von mindestens 30 Procent Cellulose und daher die Unmöglichkeit der Sachsse'schen Zahl. Unter ganz denselben oben gemachten Annahmen ergibt sich zugleich ein Wasserstoffgehalt von etwa 10 Procent für das Suberin. Nimmt man nämlich 30 Procent verholzter Cellulose an, mit einem H-Gehalt von 6·17, welche Zahl das Mittel der H-Gehalte von fünf Hölzern nach Chevandier's Analysen[1] darstellt, und einen H-Gehalt von 8·75 Procent für den Flaschenkork nach Döpping und Mitscherlich an, so ergibt sich ein H-Gehalt von 10 Procent für das Suberin. Nach diesen Auseinandersetzungen ergibt sich für das Suberin eine Zusammensetzung aus etwa 74 Procent C, 10 Procent H und 16 Procent O.[2]

Es ist überraschend, wie sehr diese ganz selbstständig errechnete Zusammensetzung mit der von Fremy[3] für sein Cutin durch directe Analyse erhaltenen übereinstimmt (73·66 C, 11·37 H und 14·97 Procent O). Wenn man nun bedenkt, dass man aus jeder Cuticula ebenso gut wie aus Suberin Cerinsäure darstellen kann, so wird diese Übereinstimmung schon weniger auffallen, und es lässt sich in einigen bestimmten Fällen die völlige Identität der Cuticula mit den in dem darunter liegenden Gewebe vorkommenden Suberinlamellen nachweisen.[4] Es wird

---

[1] S. Sachsse, l. c. 144.

[2] Es lässt sich sogar leicht zeigen, dass die für C und H gefundenen Zahlen eher zu klein, als zu gross sind; denn im Korke kommen etwa 12 Procent Proteinstoffe vor, welche, was den C- und H-Gehalt betrifft (für gegenwärtigen Zweck) der verholzten Cellulose sehr nahe kommen, und daher in der Rechnung in dem Sinne wirken, wie diese. Albumin enthält 53·5 Procent C und 7 Procent H; Weidenholz nach Chevandier 51·8 Procent; C und 6·2 H. Zieht man daher die im Korke vorkommenden Proteinstoffe mit in die Rechnung, so erhält man für den C- und H-Gehalt des Suberins noch höhere Zahlen.

[3] Annales des scienc. nat. 1859, XII, 336.

[4] Eine völlige Identität konnte ich zwischen der Cuticula und den dünnen Suberinlamellen der Epidermis und des Hypoderma von Carex-

Download from The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum

zwar Fremy von der einen Seite[1] die Unreinheit und namentlich der Cellulosegehalt seines Cutins vorgeworfen, und von der anderen Seite[2] dieses sogar gänzlich geläugnet und als künstliches Product und Folge chemischer Einwirkung der zur Reinigung benützten Reagentien bezeichnet, ohne dass aber dadurch der Existenz eines bestimmten Körpers, welcher die Hauptmasse der Cuticula ausmacht, irgendwie Eintrag gemacht werden kann, zumal nach dem hier neu Vorgebrachten. Enthält, woran nicht zu zweifeln ist, Fremy's Cutin noch Cellulose, so muss der Kohlenstoffgehalt des reinen Körpers noch höher sein, was ich nicht nur für möglich, sondern sogar für wahrscheinlich halte, weil die zweifelsohne aus dem Cutin (Cuticularsubstanz, Suberin) hervorgehenden Pflanzenwachse an 80 Procent C enthalten. Nach Lewy[3] enthält das Carnauba-Wachs (von *Copernicia cerifera)* 80·33 Procent C und 13.7 H. Eine ganz ähnliche Zusammensetzung hat nach Uloth[4] das von *Acer striatum*. Dass die Cuticula nach Anbringung der Fremy'schen Reinigungs-

---

Rhizomen nachweisen. Hierüber Näheres p. 146 *f*. Bei *Populus pyramidalis* unterscheidet sich die Cuticula der Zweige von den Suberinamellen der im selben Schnitte liegenden Korkzellen im Verhalten gegen Kalilauge nur durch grössere Widerstandsfähigkeit. Wenn das Suberin schon gelöst ist, ist die Cuticula noch unverändert. Nach Kochen nimmt sie aber die beim Suberin schon oftmals erwähnte körnig-blasige Structur an. Mit Schulze'schem Gemische liefert sie Cerinsäure. Bei *Salix alba, purpurea* u. a. ist die Cuticula von den tangentialen Korkwänden nur durch etwas grösseren Wachsgehalt verschieden. Gegen Chromsäure, Jod, Schulze'schem Gemisch und Kalilauge verhält sie sich den Korkzellwänden vollkommen gleich. Jede beliebige Cuticula liefert Cerinsäure. In grösster Quantität kann man diese bei *Encephalartos horridus* erhalten. Im Verhalten gegen Kalilauge zeigen die Cuticula meist eine grössere Widerstandsfähigkeit. Das Verhalten gegen Chromsäure ist bei der Cuticula ebenso verschieden, wie beim Korke. Manche leisten selbst nach wochenlanger Einwirkung der concentrirten Säure Widerstand, gerade so wie der Kork von Salix. Darnach ist Pollender's Angabe zu berichtigen. Da ich eine ausführliche mikrochemische Bearbeitung der Cuticula und verwandten Bildungen vorhabe, so begnüge ich mich vorläufig mit den gemachten Angaben.

[1] Pollender, B. Z. 1862. 400.

[2] Payen in Compt. rend. 48. Bd., p. 893.

[3] Journ. de Chim. et Phys. XIII. 449.

[4] Flora.

Download from The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum

methoden nicht wesentlich alterirt sein kann, weiss Jeder, der sie je mikrochemisch untersucht hat; es wurde überdies von Pollender[1] gezeigt, dass dies wirklich so ist, und die nach Fremy's Methode behandelte sich ganz ebenso wie die frische verhält.

Das Suberin ist daher ein stickstofffreier Körper, der in seinem physikalischen Verhalten in der Mitte zwischen Cellulose und Pflanzenwachs steht, und sich seiner Zusammensetzung nach diesem nähert. Von Kalilauge wird es wie ein Wachs gelöst, oder verseift und nicht wie Cellulose zerstört und es gelten für dasselbe im Allgemeinen jene Eigenschaften, welche Fremy seinem Cutin zuschrieb, wenn auch nicht in so hohem Grade.

Abgesehen davon, dass ich für einzelne Fälle thatsächliche Identität von Cuticula und Suberinlamelle nachweisen werde,[2] will ich noch zwei Momente hervorheben, welche für eine solche im Allgemeinen sprechen. Den Wachsgehalt und die manchmal vorkommende Verkieselung der Suberinlamelle. Der erstere ist eine die Cuticula und Cuticularschichten der Epidermis in ganz hervorragender Weise auszeichnende Eigenthümlichkeit, und wurde bisher in keiner Korkwandung gefunden. Man hat zwar die wachs- und fettähnlichen Stoffe, welche mit Alkohol aus dem Flaschenkork ausgezogen wurden, als Bestandtheile der Korkwandung angesehen, aber ganz ohne Berechtigung; vom Cerin werde ich zeigen, dass es ein Inhaltsstoff ist und die beiden andern fettähnlichen, ausziehbaren Stoffe (Eulysin und Dekacrylsäure, Siew.) machen zusammen nur 4·75 Procent des Gewichtes der Korksubstanz aus, können daher mit den Gerbsäuren und Phlobaphenen zusammen eine unmessbar dünne Schichte an den Wänden bilden, und sich so der directen Sichtbarkeit entziehen, ohne etwas anderes als Inhaltsstoffe zu sein. In der That sind auch alle diese Stoffe nicht krystallisirbar, und daher zu einer solchen Art des Vorkommens ganz geeignet.

Ich habe zahlreiche Korkarten auf Wachs untersucht, nach der De Bary'schen Methode des Ausschmelzens dünner Schnitte unter Deckglas, durch Erwärmen auf Temperaturen unter 100°; habe aber nur bei den Weidenkorken Wachs in den sehr

---

[1] L. c. 400.

[2] Diese Abhandlung, p. 146.

Download from The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum

dicken, tangentialen Wandungen der sehr schmalen Korklagen gefunden. Hier aber, sowie in der darüber liegenden Epidermis in grossen Quantitäten. Alle anderen untersuchten Korke, welche meistens dickwandig waren, und nur wenige Zelllagen zeigten, ergaben negative Resultate. Es ist selbstverständlich, dass unter diesen Umständen massig entwickelte Korke oder sehr dünnwandige, noch weniger Aussicht auf Erfolg geben, was auch die directe Untersuchung einzelner Fälle bestätigte.

Die Thatsache aber, dass es unter Umständen auch in Suberinlamellen zur Wachsbildung kommt, an Orten, welche nicht directe an der Oberfläche der Pflanze liegen, ist ein für die oben ausgesprochene Ansicht über den Korkstoff begreiflicher Weise sehr gewichtiger Stützpunkt.

Was die Verkieselung der Suberinlamelle anbelangt, so verweise ich auf den betreffenden Abschnitt dieser Arbeit, und bemerke hier nur, dass sie wie bisher in keiner wahren Korkzelle gefunden wurde, ich sie aber bei 14 verschiedenen Korken in der Suberinlamelle nachwies, so dass diese, wenn sie es auch nicht so häufig wie die Cuticula thut, ebenso gut wie letztere Kieselsäure in sich aufzuspeichern vermag, und sich daher auch in dieser Beziehung nicht von ihr unterscheidet.

Schliesslich noch Einiges über den angeblichen Stickstoffgehalt des Suberins und den des Korkes überhaupt. Was ersteren betrifft, so habe ich schon aus der Entstehung der sticksfofffreien Cerinsäure aus dem Suberin auf die gleiche Beschaffenheit dieses geschlossen.[1] Nimmt man dazu die zweifellose Beziehung, welche das Suberin wie das Cutin zu den Pflanzenwachsen hat, und die

---

[1] Dass dieser Schluss nicht unberechtigt ist, geht aus Folgendem hervor. Ich erhielt aus gewöhnlichem Korke 43 Procent Cerinsäure, Mitscherlich 39·67 Procent; man kann daher annehmen, dass im Mittel 40 Procent davon entstehen. Diese enorme Quantität geht aber nicht aus der ganzen Korkmasse, sondern nur aus dem Suberin hervor, das höchstens 60 Procent des Korkgewichtes, wahrscheinlich aber nur 50 Procent ausmacht, denn 20—30 Procent sind Cellulose, 11—12 Procent N-haltige Stoffe und 10 Procent durch Alkohol ausziehbare Körper; zusammen 41—52 Procent an Stoffen, welche bei der Entstehung der Cerinsäure nichts zu thun haben. Es entstehen daher jene 40 Procent Cerinsäure aus 50—60 Procent Suberin; d. h. bei der Entstehung jener verliert dieses nur etwa

Download from The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum

wahrscheinliche Entstehung aus der Cellulose, so kann die schon ausgesprochene Stickstofflosigkeit des Suberins kaum mehr fraglich sein. Hiebei ist daran zu erinnern, dass die nach Fremy's Methode dargestellte Cuticula bestimmt stickstofffrei ist, was ich nicht nur aus den Analysen Fremy's schliesse, sondern durch persönliche Mittheilung von Prof. De Bary erfuhr, der eine Aloë-Cuticula nach Fremy's Methode darstellte und auf den Stickstoffgehalt untersuchen liess. Ausserdem haben auch Meissner und Shepard[1] ihre auf ähnliche Weise bereitete Rohfaser oberirdischer Pflanzentheile, welche jedenfalls die Cuticula mit enthielt, völlig stickstofffrei gefunden.

Wenn daher bei den Bauschanalysen der Korke ein Stickstoffgehalt gefunden wird, so ist dieser nicht auf das Suberin zu beziehen; schon die geringen Stickstoffmengen machen irgend eine Beziehung dieses Elementes zum Suberin unwahrscheinlich. Beim Eichenkork kommen nach Doepping und Mitscherlich durchschnittlich nur 1·9% vor, was dem mittleren C-Gehalt von 66·7% gegenüber so wenig ist, dass eine Betheilung desselben an der Zusammensetzung des Suberins, welches die Hauptmasse des Korkes ausmacht, sehr unwahrscheinlich macht.

Ebenso häufig wurde der Stickstoffgehalt des Korkes auf Proteinstoffe bezogen, welche in der Membran der Korkzelle eingelagert sein sollen. So Sanio, Mulder und Payen. Die wenigen Thatsachen aber, welche diese zur Beweisführung bringen, sind theils irrthümlich, theils nicht beweisend. So gibt Mulder an, dass concentrirte Salzsäure die Korkzellen eines zweijährigen Zweiges von *Clematis Vitalba* nach 48 Stunden bei gewöhnlicher Temperatur violett färbt, was ein deutlicher Beweis für die Gegenwart von Protein sei, dies ist bestimmt unrichtig; die Korkzellwände sind hier sehr dünn und nehmen unter besagten

---

20—30 Procent an Gewicht, durch Oxydation; aus 100 Theilen Suberin entstehen 70—80 Theile Cerinsäure. Diese grosse Quantiät lässt auf verhältnissmässig wenig tief eingreifende Zersetzung des Suberins bei dieser Reaction schliessen, und daher in keinem Falle auf eine so wesentliche Veränderung, wie sie die Entnahme des sämmtlichen Stickstoffes wäre.

[1] L. c. 128 *f.*

[2] Versuch einer physiol. Chemie, 1844—51; I. (Übersetzt von Kolbe), p. 507 *f.*

MARINE BIOLOGICAL LABORATORY WOODS HOLE MASS. LIBRARY

Download from The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum

Umständen eine undefinirbare schwärzliche Färbung an. Sanio[1] erzählt von *Viburnum prunifolium*, dass die innere Verdickungsschichte der dickwandigen Korkzellen mit Zucker und Schwefelsäure eine Rosafärbung annehmen. Ich fand bei diesem Korke Mittellamelle und Suberinlamelle sehr dünn, und den Celluloseschlauch sehr dick, und aus fast reiner Cellulose bestehend. Sanio hat nun übersehen, dass dieser schon an und für sich schwächer oder stärker blass-rosenroth gefärbt ist, welche Färbung offenbar von dem rothen Phlobapheninhalt herrührt und mir sonst nicht wieder zu Gesichte gekommen ist.

Es beruht daher diese Angabe auf einem Irrthume, der leicht begreiflich ist. Dass die von Mulder für mehrere Korke angegebenen Gelbfärbungen mit Salpetersäure und Ammoniak nicht beweisend sind, brauche ich nicht hervorzuhen. Die schön violetten Färbungen, welche man bei mehreren Korken (*Pyrus communis, Camellia japonica, Aesculus hippocastanum* u. a.) nach mehrstündigem Einwirken von concentrirter Salzsäure (auf ganze Querschnitte), aber immer nur in der stark verholzten und dicken Celluloselamelle erhält, rühren von Xylophilin her. In keinem der zahlreichen, hierauf untersuchten Fälle gelang es mir, mit Sicherheit Proteinstoffe in der Suberinlamelle, auf die es hier allein ankommt, nachzuweisen. Ich bemerke auch, dass sich diese mit Chlorzinkjod immer nur schwach gelblich färbt, oft kaum merklich. Erst nach längerer Einwirkung wird sie gelb. Seitdem es Payen[2] gelang, mit verhältnissmässig schwachen Lösungsmitteln aus Kartoffelkork eine, in Cuoam lösliche Cellulose darzustellen, läugnet auch er die Existenz eines *Princip immediat* im Korke, und führt dessen Eigenschaften auf den Wandungen eingelagerte fette, salzige und stickstoffhaltige Stoffe zurück. Letztere Proteinstoffe löste er jedoch durch 25tägige Einwirkung von 10% Kalilauge bei einer Temperatur von 30—70° C. und öfterem Wechsel jener heraus, welche nach meinen Erfahrungen völlig genügt, um das wenig widerstandsfähige Suberin des Kartoffelkorkes zu lösen, so dass auch diese Thatsache kein Beweis für die Ein-

---

[1] Pringsheim, Jahrb. f. wiss. Bot. II. Bd., und Bot. Zeitg. 1860, 202.

[2] Comp. rendus 1868, I. 509.

Download from The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum

lagerung von Proteinstoffen in die Korkwandung ist, und kein Grund zur Läugnung des Suberins.

Im Flaschenkork kommen durchschnittlich nur 1·9 % N vor, was einem Proteingehalte von 11—12 % entspricht, und im Kartoffelkorke nach Mirbel und Payen[1] 15·19 % stickstoffhaltige Körper. Diese Mengen sind nicht zu gross, um sich nicht in Form einer inneren allseitig der Wandung dicht angelegten dünnen Schichte der Beobachtung gänzlich entziehen zu können. Beim Flaschenkorke würde die Dicke dieser Schichte nur $^1/_8$—$^1/_9$, biem Kartoffelkorke etwa $^1/_7$ der Dicke der Korkwandungen, welche in beiden Fällen dünn sind, betragen; dazu kommt, dass bei letzterem Korke das analysirte Gewebe gewiss nicht frei von jungen, eiweissreichen Korkzellen, und anhängendem Rindenparenchym war, und im Flaschenkorke dickwandige, mit rothbraunem Inhalte erfüllte Zellen ganz häufig sind. Da diese N-reicheren Zellen mitanalysirt wurden, so kann der N-Gehalt des eigentlichen reinen Korkgewebes nicht einmal die gefundene Grösse erreichen. Endlich ist daran zu erinnern, dass es ganz unmöglich ist, dass aus der absterbenden Korkzelle alles Protein herausgelöst wird; es ist vielmehr von vorne herein sicher, dass sich in jeder, scheinbar auch vollkommen leeren Korkzelle eine bestimmte Menge Proteinstoffe finden muss. Bei verkorkten Zellen muss die restirende Proteinmenge sogar grösser sein, als bei irgend einem andern absterbenden Gewebe, das seine Inhaltsstoffe an noch lebende abgibt, wegen der durch die Verkorkung der Wände verminderten Leitungsfähigkeit des Gewebes. Es ist allerdings ebenso sicher, dass sich auch in der Wandung, wenn auch nur sehr geringe Mengen von Proteinstoffen finden müssen, wie überhaupt in jeder Zellwandung, da ja durch diese der Austausch der Stoffe geschieht. Doch handelt es sich hier nicht um diese Spuren, welche in keiner Weise mikrochemisch nachweisbar sind.

Es ist daher die Annahme, dass die Korkwandung Proteinstoffe in reichlicher Menge aufgespeichert enthält, als ganz unbegründet zurückzuweisen.

Nachdem ich in einem früheren Abschnitte gezeigt habe, dass in einer bestimmten Lamelle jeder Korkwandung ein sicher

---

[1] Mém. de l'Acad. des scienc. de l'Instit. de France. XX, 1849, p. 519.

Download from The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum

charakterisirter Stoff, das Suberin, vorkommt, versuchte ich in vorstehenden Zeilen nachzuweisen, dass jenes Suberin 73—74% C und über 10% H enthält und stickstofffrei ist, dass es in seinen Eigenschaften in der Mitte zwischen Cellulose und Pflanzenwachs steht, und mit Kalilauge eine Art Verseifung eingeht. Ferner suchte ich nachzuweisen, dass in den Korkwandungen keine hervorragenden Mengen von Proteinstoffen enthalten sind.

γ. Über Verkieselungen von Korkzellen.

Die mannigfachen Analogien, welche zwischen Epidermis und Kork stattfinden, liessen Hugo v. Mohl die Vermuthung aufkommen, dass wohl häufig Zellen des letzteren verkieselt seien. Er fand dies jedoch nicht bestätigt, indem er nur in einem einzigen Falle verkieselte Zellen innerhalb des Korkes antraf, nämlich nur bei *Broussonetia papyrifera* Rich. und auch hier nur in geringer Menge, indem nicht die ganze Masse desselben aus verkieselten Zellen besteht, sondern nur einzelne dünne, aus zierlichen Faserzellen bestehende Schichten.[1]

Nachdem ich aber wusste, dass jene Faserzellschichten keineswegs aus Korkzellen bestehen, sondern Phelloid sind,[2] so konnte ich annehmen, dass eigentliche Korkzellen niemals verkieseln, vorausgesetzt, dass das Mohl'sche Untersuchungsresultat richtig ist.

Damit wäre aber ein, wenn auch nicht sehr wichtiger, so doch auffälliger Unterschied zwischen den cuticularisirten Membranen der Epidermis, wo Verkieselung ausserordentlich häufig ist und den Korkzellen gegeben, welcher Unterschied auf ein verschiedenes Verhalten von Suberin und Cutin hätte schliessen lassen.

Indess verhält sich die Sache nicht so, wie Mohl angegeben, sondern ich habe bei einer Reihe von Korken, welche allerdings meist Pflanzen angehören, die durch Kieselsäurereichthum ausgezeichnet sind, verschieden stark verkieselte Membranen gefunden.

---

[1] H. v. Mohl, „Über das Kieselskelet lebender Pflanzenzellen"; Bot. Zeit, 1861, p. 229.

[2] Siehe p. 93 *ff.* dieser Abhandlung.

Download from The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum

Wenn aber die constatirte Verkieselung von echten Korkzellen von Belang für jenen angenommenen Unterschied zwischen Cutin und Suberin sein sollte, so musste ich bei dem Umstande, dass in der Regel jede Korkzellwand aus mehreren Lamellen besteht, von welchen nur gewisse Suberin enthalten, zunächst nachweisen, dass es gerade die Suberin-Lamellen sind, wo die Kieselsäure aufgespeichert ist. Davon habe ich mich auch bei allen in dieser Beziehung näher untersuchten Korkzellen überzeugt.

Zunächst ist zu bemerken, dass nirgend die Mittellamelle verkieselt ist, denn überall trennen sich die Skelete der einzelnen Zellen leicht von einander, in dem Momente, wo man verdünnte Salzsäure hinzusetzt. Dieses gilt auch für die nicht verkorkten Zellen von *Boswellia papyrifera*. Es ist hiebei sehr auffällig, wie die Leichtigkeit, mit welcher diese Trennung erfolgt, von der Dicke der Mittellamelle abhängt. Bei *Fagus silvatica*, wo diese sehr dünn ist, ist die Trennung relativ schwierig; während bei allen anderen hiehergehörigen Korken eine dicke Mittellamelle vorhanden ist und beim Salzsäurezusatz sofort ein Zerfallen eintritt.

Wo nun, wie bei *Fagus*, der innere Celluloseschlauch ausserordentlich dünn ist und das Kieselskelet der einzelnen Zellen vielmals dicker, kann es keinem Zweifel unterworfen sein, dass in der Suberinlamelle Kieselsäure eingelagert ist. Es ist aber auch sicher, dass letztere nur in jener Lamelle eingelagert ist. Der Beweis dafür liegt in der Kalireaction der Korkzellen von *Fagus*, bei welcher eine so regelmässige Abscheidung des Celluloseschlauches nach Innen nicht stattfinden könnte, wenn Suberin- und Celluloselamelle eine gemeinschaftliche in Kalilauge quellende Kieselsäuregrundlage zukäme.

Ganz ähnliche Schlussfolgerungen lassen sich, wenn auch nicht mit jener Sicherheit bei *Ulmus suberosa*, *effusa* und *campestris*, *Liquidambar orientalis* und *styraciflua*, *Celtis occidentalis*, *Morus alba*, *Ficus stipularis*, *carica* und *australis* machen, da hier überall die Kieselskelete dick sind und der Celluloseschlauch dünn und mit Kalilauge kaum afficirt abgehoben wird. Jedenfalls aber sind in allen genannten Fällen die Kieselskelete so dick, dass sie unmöglich von dem Celluloseschlauche allein herrühren können. Die stärksten Kieselskelete finden sich bei *Morus alba*,

Download from The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum

Ficus carica und *Ulmus*; für sie gilt das Gesagte in hervorragendster Weise.

Diese Fälle, welche die Mehrzahl aller untersuchten bilden, lassen es als höchst wahrscheinlich erscheinen, dass die Suberinlamelle immer der Träger der Kieselsäure ist. Nur bei *Broussonetia papyrifera* ist das Kieselskelet sehr dünn und dabei ein ziemlich dicker innerer Celluloseschlauch vorhanden. Hier ist eine Verkieselung des Celluloseschlauches möglich, aber wegen der schwachen Verholzung und dabei scharfen Absetzung dieses höchst unwahrscheinlich.

Man kann daher annehmen, dass es immer nur die Suberinlamelle ist, welcher die Kieselsäure eingelagert ist. Dieser aus den directen Untersuchungsresultaten gezogene Schluss findet eine sehr auffallende Bestätigung durch den Umstand, dass bei *Ulmus suberosa* und *Liquidambar styraciflua*, welche beide Korkflügel besitzen, und diese aus verkorkten und nicht verkorkten Geweben zusammengesetzt sind, nur die verkorkten zugleich verkieselt sind; so dass, sobald die Suberinlamelle fehlt, dies auch die Verkieselung thut, was offenbar fast ein Beweis dafür ist, dass jene zugleich die Trägerin der Kieselsäure ist.

Durch diesen Nachweis ist aber eine weitere Analogie mit den Cuticulargebilden der Epidermis hergestellt, die, wie bekannt, häufig und gerade auch bei den Pflanzen, wo ich Verkieselung der Suberinlamelle fand, verkieseln.

Was die einzelnen Vorkommnisse betrifft, so ist *Boswellia papyrifera* das einzige mir bekannt gewordene Beispiel, wo Phelloidschichten[1] verkieselt sind. Bestimmt sind sie es nicht bei *Evonymus europaeus*, *Rubus odoratus*, *Melaleuca styphelioides*, *Pinus sylvestris*, *Tamus elephanthopus* etc. Bei *Boswellia papyrifera* stehen die Phelloidzellen in einfacher Lage; ihre Innenwandung ist sehr dick, mit linienförmigen Vorsprüngen (s. Fig. 14). Die Seitenwände sind sehr dünn und leicht zerreissbar. Die ganze Zelle ist stark verholzt, aber nur die Innenwandung ist (stark) verkieselt. In den Aussenwandungen gelang es mir nicht, Kieselsäure nachzuweisen. Die Trennung der dünnen, papierartigen Korkschichten erfolgt durch Zerreissung der Seitenwandungen,

[1] Siehe p. 93 dieser Abhandlung.

Download from The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum

und wird dadurch die dicke, verkieselte Innenwandung die äusserste Schichte des Korkes, einen festen Überzug bildend. (Siehe pag. 99 u. 114 dieser Abhandlung.)

Die folgenden Fälle beziehen sich alle auf echte Korkzellen.

Ich erwähne zunächst *Liquidambar styraciflua* und *Ulmus suberosa.* Es sind dieses zwei Bäume mit mächtig entwickelten Korkflügeln an den Zweigen, die aber der Hauptsache nach nicht aus echten Korkzellen, sondern aus Phelloid bestehen. Jene bilden nur dünne Lagen, deren jedes Jahr eine gebildet wird, und die mit dicken Schichten von verholzten, weitlumigen Zellen abwechseln. Letztere sind gänzlich unverkieselt, während die Korkzellen starke Kieselskelete aufweisen. Wo die Korkflügel fehlen, finden sich nur verkieselte Korkzellen. Dieses letztere gilt auch für die nahen Verwandten dieser beiden Arten, *Ulmus campestris* und *Liquidambar orientalis*, welche beide nur stark verkieselte, echte Korkzellen besitzen.

Bei *Ulmus suberosa* zeigte sich eine Erscheinung, die ich auch bei *Broussonetia papyrifera* und anderen Arten beobachtet habe: dass nämlich der Grad der Verkieselung mit dem Alter des Korkes zunimmt. Dünne Zweige mit fertigem Korke zeigen namentlich bei letzterer Pflanze oft gar keine Kieselskelete, während die Korkmassen vom Stamme, namentlich bei *Ulmus* dicke Skelete liefern. Dass indess auch bei *Broussonetia*, welche von allen untersuchten Korken die zartesten Skelete lieferte, selbst einjährige Zweige verkieselte Korkmembranen haben, ersieht man daraus, dass diese die der Veraschung am längsten widerstehenden Membranen darstellen.

Der Stammkork von *Ulmus effusa*, welcher wie ich weiter unten zeigen werde (s. pag. 90) in Folge der tangentialen Querstreckung eine eigenthümliche Structur von Wand und Inhalt aufweist, zeigt diese selbst noch an den Kieselskeleten, welche sehr dick sind, sowohl am Querschnitte, als in der tangentialen Ansicht. In letzterer erschienen dieselben quergestreift, manchmal fast wie areolirt.

Ähnlich, wenn auch nicht so auffällig verhalten sich die wenig starken Kieselskelete des Korkes von *Fagus silvatica.* Die verwandten Pflanzen *Quercus pedunculata* und *Suber*, *Carpinus Betulus* und *Corylus Avellana* geben keine Kieselskelete.

Download from The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum

Der Kork von *Celtis occidentalis* liefert nur dünne Skelete. Doch gelingt es selbst an einjährigen Zweigen dieselben nachzuweisen.

Morus alba hingegen hat einen sehr stark verkieselten Kork und während *Ficus elastica* weder in der Epidermis noch im Korke Kieselsäure erkennen lässt, liefern die nahen Verwandten *australis*, *stipularis* und *Carica*, letztere beide sehr mächtige, Skelete aus beiden Geweben. Schliesslich fand ich auch bei *Magnolia Yulan* und *acuminata* sehr stark verkieselte Korke. *Liriodendron tulipifera* hingegen liefert keine Kieselskelete.

Ausser den angeführten habe ich noch 18 Korke von Pflanzen aus den verschiedensten Familien, indess mit negativem Erfolge untersucht. Es waren zwar meistens solche Arten, die auch in ihren anderen Geweben keinen Reichthum an Kieselsäure aufwiesen, doch befanden sich auch solche darunter, deren Epidermis wie z. B. von *Quercus suber* und *pedunculata*, *Juglans regia*. *Deutzia gracilis* etc. Kieselskelette liefert.

Jene Arten hingegen, welche einen wenigstens theilweise verkieselten Kork zeigen, besitzen sämmtlich auch in der Epidermis so viel Kieselsäure dass sie Skelete liefern. Wo mir dieses nicht schon durch Mohl bekannt war, habe ich es selbst constatirt. So bei *Liquidambar*, *Broussonetia*, *Ficus Carica*, *australis* und *stipularis*, *Magnolia Yulan* und *acuminata*. Man kann daher sagen, dass in der Regel nur solche Arten verkieselte Korke aufweisen, die auch in der Epidermis viel Kieselsäure zeigen.

Von dieser Regel bildet die *Boswellia papyrifera* eine merkwürdige Ausnahme; es ist mir hier nicht gelungen, aus alten Blättern Kieselskelete zu erhalten. Dieses ist in doppelter Beziehung von Interesse, denn zunächst zeigt es uns an, dass wir es hier mit einer ganz besonderen, localen Anpassungserscheinung zu thun haben, die die Verkieselung einer bestimmten Zelle in einer Pflanze zur Folge hat, welche sonst keine erheblichen Kieselsäuremassen aufweist; und dann ist sie eine Bestätigung der Beziehung der Verkieselung der Cuticula zu der der Suberinlamellen, denn hier sind nicht verkorkte Lamellen, sondern verholzte verkieselt.

Download from The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum

Was die Untersuchungsmethode betrifft, so habe ich die meisten Korke auf tangentialen und Querschnitten geprüft. Vor der Veraschung wurden sie durch 10—15 Minuten mit warmer Salpetersäure behandelt. Mohl kochte die Schnitte, besonders wenn sie voraussichtlich wenig Kieselsäure enthielten, mit Schulze'schem Gemische, und musste dann das chlorsaure Kali durch Waschen mit Alkohol und Wasser entfernen. Da es aber bei dieser Behandlung hauptsächlich auf die Herausnahme der Aschenbestandtheile und weniger auf Maceration des Gewebes ankommt, so leistet Salpetersäure für sich dieselben Dienste und man entgeht hiebei der Gefahr, das Präparat durch die oft zurückbleibenden Reste des Kaliumsalzes zu verderben.

Zarte Querschnitte wurden auf ein Stückchen Deckglas gelegt, dessen Anschmelzen an das glühende Platinblech durch einige Asbestfasern verhindert wurde.

B. Morphologisches über die Korkzelle.

Das todte Wandgerüste der Korkzelle ist es, das durch seine Eigenschaften im Haushalte der Pflanze eine bestimmte Function erfüllt. Jene werden aber nicht nur durch das Suberin allein bedingt, sondern es sind hiebei in hervorragender Weise gewisse morphologische Momente betheiligt, deren Untersuchung folgende Zeilen gewidmet sind.

1. In unmittelbarstem Zusammenhange mit seiner Function steht der vollständige Mangel an Intercellularräumen im geschlossenen Korkgewebe. Ich habe nur bei sehr schlechten, d. h. sehr schwach verkorkten Korken hie und da zufällige kleine Intercellularräume gefunden, so bei *Aristolochia cymbifera*, *Peixotoa*. Voechting gibt zwar bei *Heterocentron roseum* und *Lasiandra floribunda* an, dass sich im Korke in regelmässiger Anordnung grosse, lufterfüllte Intercellularräume finden, allein diese finden sich, wie ich in einem weiteren Abschnitte zeigen will, nicht im Korke, sondern an der Grenze von solchem und nicht verkorkten Schichten, die ebenfalls vom Korkcambium entwickelt werden. Ganz Ähnliches gilt für *Fuchsia* und einige Myrtaceengattungen.

2. Als Gestaltstypus der Korkzelle kann ein 5—6seitiges, gerades Prisma betrachtet werden, dessen Axe auf der Stamm-

Download from The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum

oberfläche senkrecht steht und dessen Höhe sehr verschieden sein kann, aber nie das Doppelte des Querdurchmessers erreicht. Manche Korke nähern sich in Bezug auf die Gestalt sehr auffallend diesem Typus; so *Fuchsia, Virgilia lutea, Quercus Suber*. Andere, wie *Catalpa syringaefolia*, manche Melastomaceen etc. haben Korkzellen, deren Basis der Länge des Stammes nach gestreckt sind. Nur wenige Korke haben sehr unregelmässige Zellen, von sehr verschiedener Gestalt, von welchen jedoch immer ein Theil leicht auf den angegebenen Typus zurückgeführt werden kann, so z. B. *Rosa, Acer striatum*.

Die Höhe oder Dicke der Korkzellen ist, wie gesagt, sehr verschieden. Manche sind fast blättchenförmig: Prunus - Arten, *Staphylea pinnata*; die meisten schmal oder breit tafelförmig, andere prismatisch, so *Quercus Suber, Acer campestre, Aristolochia cymbifera* u. a.

3. Wie schon aus dem mikrochemischen Theile hervorgeht, kann die Wandung der Korkzelle mannigfache Verschiedenheiten aufweisen, so zwar, dass es nur ein gemeinschaftliches Merkmal für alle derselben gibt, nämlich das Vorhandensein der Suberinlamelle. Zunächst ist zu erwähnen, dass Porencanäle in der Wandung sehr selten sind. Sie kommen überhaupt nur im Celluloseschlauche vor, und zwar nur an der Innenwandung desselben, wenn sie besonders verdickt ist. So bei *Pyrus communis, Platanus orientalis, Camellia japonica, Mespilus germanica, Acer Negundo*. Ist die innenseitige Verdickung besonders stark, so können sie, wie nicht selten bei *Platanus*, verzweigt sein. Sie können ferner sehr schmal (*Pyrus*) oder sehr breit sein (*Camellia, Mespilus*). Nie erstrecken sich die Porencanäle auf die Suberinlamelle. Ebenso zeigen dünn- oder mässig dickwandige Korkzellen nie Porencanäle, auch wenn die Hauptmasse der Verdickung aus dem Celluloseschlauch besteht. Als allgemeine Regel kann man aufstellen, dass Porencanäle nur dort vorkommen können, wo eine entschiedene Verschiedenheit in der Ausbildung von Aussen- und Innenseite der Korkzelle vorhanden ist, und auch dann kommen sie nur an der Innenwandung vor. Bemerkenswerth ist, dass die Cellulosereste dünner Mittellamellen und Celluloseschläuche meistens in Gruppen angeordnete Tüpfel zeigen, so *Fagus, Quercus Suber, Ulmus suberosa, Virgilia lutea*.

Download from The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum

Der Antheil, den jede der drei Lamellen der Masse nach an der Wandung nimmt, ist ausserordentlich verschieden. Jede derselben kann zur dicksten Schichte werden und Celluloseschlauch und Mittellamelle, letztere wenigstens stellenweise, können gänzlich fehlen, d. h. verkorkt und so in die Suberinlamelle aufgenommen sein. Nichtsdestoweniger zeigt jede der Lamellen gewisse Gesetze der Ausbildung, die gewiss mit der Function des Korkes zusammenhängen und nur sehr seltene Ausnahmen zulassen.

Bei *Boswellia papyrifera*, *Strychnos innocua*, *Platanus occidentalis*, *Pyrus communis*, *Camellia japonica*, *Viburnum prunifolium* u. a. bildet die Celluloselamelle die Hauptmasse der Wandung. Bei *Salix*, *Fagus*, *Castanea*, *Virgilea lutea*, *Pyrus Malus* u. s. w. herrscht die Suberinlamelle durch ihre Masse vor und nur bei wenigen Korken *Peixotoa*, *Aristolochia cymbifera*, und vielleicht einigen der dünnwandigen Coniferenkorken die Mittellamelle, d. h. der ausserhalb der Suberinlamelle befindliche Theil der Wandung.

Daran reihen sich jene Korke, bei welchen alle drei Lamellen an der Wandstärke mehr weniger gleichen Antheil haben; hieher gehören namentlich fast alle dünnwandigen Korke. So *Lycium barbarum*, *Rubus caesius*, *Ribes*, *Acer campestre*, *Quercus Suber*, *Solanum tuberosum*, *Pelargonium zonale*.

Was nun schliesslich die Gesetzmässigkeiten betrifft, die sich in der Art der Ausbildung bei den einzelnen Lamellen zeigen, so ist zunächst zu bemerken, dass jede Lamelle allseitig gleich dick sein kann; bei den beiden Inneren ist dieses sehr häufig der Fall, so namentlich bei allen dünnwandigen Korken; aber auch sehr dickwandige können eine allseitig gleiche Ausbildung derselben zeigen: so *Boswellia papyrifera*, *Viburnum prunifolium*, die dickwandigen Zellen von *Quercus Suber*, *Betula alba* etc.

Sehr selten ist aber eine allseitig gleichmässige Dicke bei der Mittellamelle; vielleicht nur bei einigen massigen Korken (*Quercus Suber*, *Acer campestre*, *Aristolochia cymbifera*) und einigen dünnwandigen Coniferenkorken.

Wo aber die Lamellen nicht überall gleich stark entwickelt sind, ergeben sich folgende Regeln, die fast allgemein giltig sind und wahrscheinlich (zum Theile gewiss) mit der Function des Korkes in bestimmter Beziehung stehen.

Download from The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum

1. Ist die Celluloselamelle nie aussen verdickt, sondern wenn sie nicht allseitig gleich dick ist, fällt die dickste Stelle auf die Innenwandung. Die Seitenwandungen kommen in den meisten Fällen wegen ihrer Schmalheit gar nicht in Betracht; ihnen entsprechen meist die mitteldicken Stellen des Celluloseschlauches. Die acht Fälle, die dieser Regel entsprechen, sind sämmtliche von mir gefundene, so dass ich keine Ausnahme kenne. Nach Sanio's Angaben ist jedoch *Xanthoxylon fraxineum* eine solche. Die unterseitige Verdickung der Celluloselamelle ist meist sehr auffällig, mit oder ohne Porencanäle. Letzteres ist der Fall bei *Populus pyramidalis*, *Strychnos innocua*, *Calluna vulgaris*.

2. Wenn die Suberinlamelle einseitig stärker entwickelt ist, so ist sie es in der Regel aussenseitig, gewöhnlich ist eine solche aussenseitige Verdickung mit einer innenseitigen der Celluloselamelle verbunden, wodurch eine Art von Gegensatz im Verhalten beider bekundet wird. Diese Regel findet, der Mehrzahl der Fälle (25—30 mir bekannte) wegen, eine viel allgemeinere Anwendung als die vorhergehende. In manchen Fällen ist die starke Verdickung der Aussenwandung sehr auffällig. So bei *Virgilia lutea*, *Cytisus Laburnum*, *Pyrus Malus* und *communis* u. a. Ich kenne nur zwei Ausnahmen, die beide zugleich mit anderen eigenartigen Verhältnissen verbunden sind, so dass ihre gesonderte Stellung auch in dieser Beziehung nicht Wunder nehmen kann. Ich meine *Salix* und einige verwandte Myrtaceengattungen. Bei ersterer Gattung ist die Celluloselamelle ganz dünn, der Suberinschlauch innen sehr dick, aussen dünn. Bei *Callistemon*, *Myrtus* und *Melaleuca* ist die Suberinlamelle aussen und innen dünn und bildet an den Seitenwandungen eine gürtelförmige Verdickung.

3. Die Mittellamelle ist fast immer an den Seitenwandungen viel dünner als aussen und innen. Immer dann, wenn die tangentialen Wandungen auch in anderen Beziehungen von einander Verschiedenheiten aufweisen. Daher ist die Erscheinung an schmalen Korkzellen am auffälligsten. Die wenigen, zum Theile zweifelhaften Ausnahmen, habe ich bereits genannt. Manchmal fehlt sogar die Mittellamelle in einer um die ganze Zelle herumgehenden gürtelförmigen Zone.

Download from The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum

C. Die Inhaltsbestandtheile der Korkzellen.

Gelegentlich meiner Untersuchung der Zellwand, habe ich auch auf den Inhalt der Korkzellen einigermassen geachtet, ohne es jedoch als meine Aufgabe zu betrachten, denselben in jedem einzelnen Falle genau zu untersuchen. Nichtsdestoweniger habe ich einige diessbezügliche Thatsachen von einigem Interesse constatiren können, bei Gelegenheit deren Auseinandersetzung ich auch bezüglich der über die Inhaltsbestandtheile der Korkzellen überhaupt gemachten Erfahrungen einige Worte sagen will.

Mehr als die Hälfte aller untersuchten Korke waren aus anscheinend leeren Korkzellen zusammengesetzt; ob sich aber bei vielen oder wie ich vermuthe, bei allen, nicht doch ein Inhalt in Form eines dünnen Überzuges der Wandungen findet, lässt sich im einzelnen Falle, namentlich dann, wenn die Wandungen bräunlich erscheinen, nicht leicht entscheiden, ist aber von vorne herein sehr wahrscheinlich. Bei *Quercus Suber* ist ein solcher Überzug gewiss vorhanden, es sind in ihm sogar grosse nadelförmige Krystalle von Cerin (Phellylalkohol) eingelagert, die bisher gänzlich übersehen worden sind.

Bei manchen Korken sind nur einzelne Zellen oder Lagen leer, andere mit braunem Inhalte erfüllt, so bei *Pinus sylvestris Abies excelsa.*

Von den grössere Mengen von Inhalt führenden Korken zeigen mehr als drei Viertheile nur gelben bis rothbraunen, mehr weniger homogenen Inhalt, der wahrscheinlich complicirter Natur ist, jedenfalls aber Gerbstoffe und Zersetzungsproducte dieser enthält (Phlobaphene). Nur sehr wenige Korke enthalten specifische Inhaltsstoffe. So z. B. bei *Larix europaea* ein schön cochenillerothes Harz, das nur in den Korkzellen vorkommt, und im Alkohol sehr leicht löslich ist. Chlorophyllkörner findet man in ein Jahr alten Korkzellen nur sehr selten und selbstverständlich nur bei solchen Pflanzen, deren Zweige gelblich oder grau und nicht braun erscheinen, deren ältere, todte Korkzellen daher keinen oder nur sehr wenig braunen Inhalt führen. So bei *Sambucus nigra. Populus pyramidalis.* Oxalsaurer Kalk ist im Korkgewebe ebenfalls eine seltene Erscheinung; doch gehören hieher einige interessante Fälle. Bei *Pinus sylvestris* und *Abies*

Download from The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum

excelsa liegen in brauner homogener Masse eingebettet, in jeder Zelle bis etwa 100 kleine, tafelförmige Krystalle; bei der Fichte von rechteckiger Gestalt, bei der Föhre beiderseitig zugespitzt. Dieselben kommen jedoch nicht in allen Zellen vor, sondern nur in einer bestimmten, unmittelbar an eine im Korke eingelagerte, dickwandige Schichte nicht verkorkter Zellen angrenzende Lage. Hierüber siehe pag. 107 *ff.*

Bei *Quercus Suber* kommen im Korke, wie es scheint in verschiedenen Sorten verschieden häufig, radial stark in die Länge gestreckte, meist einseitig (nach aussen) zugespitzte, dünnwandige verkorkte Zellen vor, die meist in der Nähe der Innenwandung, von verholztem Zellstoffgebälke getragen, eine Drüse von oxalsaurem Kalke führten. (Siehe Fig. 20.) Die unmittelbar die Drüse umkleidende Celluloseschichte ist am schwächsten verholzt. Diese spindelförmigen Zellen sind von polygonalem Querschnitt und zeigen in Folge des Druckes in radialer Richtung, den jeder Kork erleidet, wellige Radialwände. Sie stehen mit ihrer Längsaxe selbstverständlich senkrecht auf der Oberfläche des Korkeambiums und kommen offenbar dadurch zu Stande, dass in jenen Phellogenzellen, die zu krystallführenden werden, eine gewisse Zeit hindurch die tangentialen Theilungen, die in den umliegenden Zellen in centripetaler Folge ohne Unterlass fortschreiten, unterbleiben. Durch das Tragegebälke reiht sich dieses Vorkommniss an die seit Rosanoff und Pfitzer bekannnten und seitdem sich immer mehrenden Fälle an.

Die Raphiden-Bündel, welche sich in einzelnen Zellen der massigen Bildung von *Testudinaria Elephanthopus* finden, und schon Mohl bekannt waren, gehören nicht hieher, denn sie finden sich nicht in verkorkten Zellen. Siehe p. 97.

Nun komme ich zu zwei specifischen Vorkommnissen: Betulin und Cerin. Über ersteres, das die dünnwandigen Korkzellen von *Betula alba* ganz dicht erfüllt, während die dickwandigen theils leer, theils etwas rothbraune Masse enthalten, habe ich das Nöthige pag. 120 in dem Abschnitte, den ich dem merkwürdigen Birkenkorke gewidmet habe, gesagt.

Das Cerin ist ein specifischer Inhaltsstoff der Bouteillenkorkzellen, in demselben Sinne, wie etwa Kampher und Kampheröl für die oberirdischen Theile des Kampherbaumes. Es hat daher

Download from The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum

mit Kork überhaupt nichts zu schaffen. In der Korkzelle finden sich kürzere oder längere nadelförmige Krystalle, welche der Wand angeklebt sind. Manchmal kann man auch einzelne losgelöste sehen, oder solche durch Bearbeiten des Präparates künstlich loslösen: Diess zum Beweise, dass sie nicht der Wand eingelagert sind und dass diese beim Bouteillenkork in der That einen dünnen Überzug, der nebst den Krystallen den Zellinhalt darstellt, besitzt. Die Krystalle haben wenig Ähnlichkeit mit anderen Krystallen und solchen überhaupt; sie sehen wie Striche aus und sind daher bis jetzt übersehen worden. Auch desshalb wohl, weil sie zugleich Falten der Wand sehr ähnlich sehen. Allein die Doppelbrechung, welche die grösseren von ihnen zeigen, macht ihre Krystallnatur zweifellos. Dass sie das zuerst von Chevreul entdeckte und so benannte Cerin sind, geht aus Folgendem hervor. 1. Ist jenes das einzige krystallinische durch Alkohol ausziehbare Product. 2. Stimmen die fraglichen Krystalle mit den aus Kork dargestellten Cerinkrystallen in der Gestalt und den physikalischen Eigenschaften vollkommen überein. 3. Kommen sie in entsprechender Menge vor.

Was den ersten Punkt betrifft, so stimmen die Resultate Chevreul's, Boussingault's, Döpping's und M. Siewert's dahin überein, dass aus dem Alkoholextracte des Korkes zuerst ein ziemlich reichlicher Absatz von Krystallen stattfindet, und dass sich in der darüber stehenden Flüssigkeit keine krystallisationsfähigen Körper mehr finden. Nur Boussingault und Siewert kannten dasselbe in reinem Zustande.

Diese Krystalle sind das Cerin.

Nach letzteren[1] bildet das Cerin[2] weisse, mikroskopisch kleine, nadelförmige Krystalle, die sich gegen Säuren und Alkalien indifferent verhalten; in Wasser unlöslich und beim

---

[1] J. f. p. Ch., 104. Bd., p. 120.

[2] M. Siewert führte für den in Rede stehenden Körper den Namen Phellylalkohol ein. Indessen ist es nur eine Vermuthung des Autors, dass der sogenannte Körper ein Alkohol ist und daher die neue Namengebung nicht gerechtfertigt. Der Name Cerin wurde zwar schon von John an den in Alkohol löslichen Theil des Bienenwachses verliehen, allein dieser ist, wie man jetzt weiss Cerotinsäure und daher der Name Cerin nicht mehr üblich und frei. (Lehrb. d. org. Chem., J. E. Schlossberger, 1860, p. 411.)

Download from The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum

Siedepunkt desselben noch nicht schmelzen.[1] Sie lösen sich in 500 Th. siedendem und 5000 Th. kaltem absolutem Alkohol auf.

Alle diese Eigenschaften zeigen auch die Krystalle in den Zellen: In Alkohol lösen sie sich in der Kälte nur schwer auf, weil das in den Zellen eingeschlossene Lösungsmittel nicht viel davon aufnehmen kann. Kochend jedoch sehr leicht. Nach dieser Operation erscheinen die früher oft ganz dicht gestrichelten Wandungen ganz glatt, während Kochen in Wasser oder verdünnten Säuren etc. scheinbar das Bild nicht verändert. In Äther lösen sie sich auf, was Döpping[2] auch für das Cerin angibt. In Kalilauge sind sie unlöslich.

Was endlich ihre Quantität betrifft, so stimmt dieselbe, soweit man diess zu schätzen vermag, vollkommen mit den Procentangaben der Chemiker überein. Chevreul (l. c. 175) fand 1·8—2·55 Procent; Siewert 1·62—1·75 Procent; Boussingault 1·15 Procent Cerin.

In den weitlumigen Zellen kommen die Krystalle oft in sehr grosser Quantität vor, in anderen nur in einzelnen Nadeln. Sie fehlt vielleicht nur in einzelnen der dickwandigsten Korkzellen.

Zum Schlusse bemerke ich noch im Allgemeinen, dass dünnwandige Korke in der Regel leer sind, nur sehr wenig Inhalt führend, während dickwandige fast immer jene rothbraunen Massen enthalten. Von 31 leerzelligen Korken, waren nur fünf dickwandig, von 22 inhaltsvollen nur vier dünnwandig. Ich zweifle nicht, dass diese beiden Thatsachen in einem Zusammenhange stehen, der leicht verständlich ist.

Ferner zeigte sich auf demselben statistischen Wege, dass die Korke um so inhaltsreicher sind, je näher sie ihrer Function und Entstehung nach an die Oberfläche der Rinde zu stehen kommen, vorausgesetzt, dass sie nicht massig entwickelt sind. Dieses

[1] In Huseman (Pflanzenstoffe, p. 1016) steht irrthümlich, dass das Cerin bei 100 Grad schmilzt. Nach dem Original (Siewert, Zeitschr. f. d. gesammten Naturw. 1867, II, p. 136) liegt derselbe über 100 Grad; Döpping und Chevreul, welche unreines Cerin hatten, vermischt mit einem unter 100 Grad schmelzenden Fette, lassen das Cerin bei 100 Grad nicht schmelzen, sondern nur erweichen.

[2] Ann. d. Chem. und Pharm. v. Lieb. und Wöhl. 45. Bd., 1843, p. 292.

Download from The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum

deutet darauf hin, dass massige Korke durch ihre Lufthaltigkeit noch eine besondere Function erfüllen.

2. Zerreissungserscheinungen an Korkzellen.

In Folge des Dickenwachsthumes von Holz und Rinde werden die Korklagen in und auf dieser nicht nur einer starken tangentialen Dehnung, sondern auch einem in radialer Richtung wirkenden Druck ausgesetzt. Beide diese Wirkungen unterstützen sich einander in ihrem verändernden Einflusse auf die Korkzelle, und das Resultat davon sind der Gestalt nach stark zusammengepresste und in die Quere gestreckte Zellen und gewisse Veränderungen von Zellwand und Inhalt. Das Mass dieser Veränderungen und die Qualität derselben sind von individuellen Eigenthümlichkeiten der einzelnen Korke abhängig, die sich nicht nur auf die einzelne Zelle beschränken, sondern auch auf die Zeitdauer beziehen, während welcher diese jenen Wirkungen ausgesetzt sind, und die bei verschiedenen Korken sehr verschieden ist.

Die Gestaltsveränderungen der Korkzelle als Ganzes sind hinlänglich bekannt und gewürdigt worden; was hingegen die sich auf Wandung und Inhalt beziehenden Veränderungen betrifft, so sind dieselben bisher gänzlich übersehen worden, zum Theile weil sie meistens ohne mikrochemische Präparation nicht sichtbar sind, zum Theile weil sie nur an einzelnen Objecten in hervorstehender Weise ausgebildet sind. Mit ihnen will ich mich im Folgenden beschäftigen. Es handelt sich um Structureigenthümlichkeiten, die im Gefolge von tangentialem Zug und radialem Drucke an Wand und Inhalt auftreten. Es ist klar, dass solche nur bei Vorhandensein von gewissen Eigenschaften letzterer beider entstehen können; denn würde z. B. die Wandung in allen ihren Schichten vollkommen gleich dehnbar und elastisch sein, so würde sie einfach immer dünner und könnte keine weiteren Erscheinungen aufweisen; eben so gut könnte ein ganz weicher Inhalt, abgesehen von Umrissveränderungen nichts Weiteres durch jene Kräfte erfahren. Nun habe ich gezeigt, dass jede Korkwandung aus fünf Lamellen besteht, die verschiedene chemische und physikalische Eigenschaften besitzen; je stärker eine Lamelle verholzt ist, desto

Download from The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum

spröder muss sie sein, während eine Verkorkung eine Vergrösserung von Elasticität und Dehnbarkeit zur Folge haben muss. Diese bekannten Thatsachen, in Verbindung mit der, dass in der Korkzellwand in der That verschieden stark verholzte und verkorkte Lamellen und Schichten überhaupt vorkommen, sind der Schlüssel und die Erklärung der Structurerscheinungen, die starker Zerrung ausgesetzte Korkzellen aufweisen. Was aber den Inhalt betrifft, so können an diesem die in Rede stehenden Erscheinungen keine so allgemeine Verbreitung haben, nicht nur weil derselbe bei etwa 50 Procent aller Korke fehlt, sondern auch weil ganz bestimmte physikalische Eigenschaften dazu gehören, die bei der Wand allgemein verbreitet sind, aber dem Inhalte nur selten zukommen.

Ich beginne mit dem schönsten hieher gehörigen Beispiele: *Ulmus effusa.* Fig. 15 zeigt einen Querschnitt durch den Kork eines älteren, aber noch glatten Astes. Derselbe lässt drei Schichten unterscheiden; eine innere (1, 1), deren Zellen am wenigsten gestreckt sind und am dickwandigsten sind; mit breitem Lumen, vollkommen glatter Wandung und farblosem noch lebendem Inhalte: an diese reiht sich die mittlere Schichte, deren Zellen einen rothbraunen, todten, dabei aber zähen und festen Inhalt zeigen (2, 3, 3); die innerste Lage davon (2) zeigt nichts Auffälliges; die äusseren aber zeigen in der Wandung scheinbar kurze, breite Porencanäle, und einen nicht mehr homogenen Inhalt, denn derselbe erscheint nun aus breiten, dunklen und schmalen, hellen Streifen zusammengesetzt, welche genau den scheinbaren Porencanälen und ihren Zwischenräumen entsprechen. Zugleich bemerkt man, dass diese Zellen bedeutend an tangentialem Durchmesser zugenommen haben, während der radiale abnahm. Die (scheinbaren) Porencanäle sind mit der braunen Inhaltsmasse ausgefüllt. Die dritte äusserste Korklage (4) endlich, wird von noch mehr gestreckten Zellen, ohne oder mit farblos gewordenem Inhalte, gebildet. Hier erscheinen die Porencanäle flacher und breiter und werden weiter nach aussen unregelmässig. Untersucht man nun die tangentialen Ansichten, so wird es sofort klar, dass alle jene Structurerscheinungen Folge der Querstreckung der Korkzellen sind. Der Schichte 2, in Fig. 15, entspricht Fig. 18; den Schichten 3, Fig. 19; beide

Download from The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum

letztere Figuren sind einer bestimmten Stelle, über einander liegenden Schichten entnommen. In Fig. 18 ist der Inhalt noch ganz homogen, in Fig. 19 der Quere nach in schmale, helle und breite dunkle Bänder differenzirt, die senkrecht auf der Streckungsrichtung stehen, und offenbar durch local schwächere und stärkere Dehnung entstanden sind. Diese ungleiche Dehnung des Inhaltes wird aber dadurch erzeugt, dass die innerste Schichte der Wandung, welcher er durch den radialen Druck immer fest angepresst ist, in Streifen zerreisst. Wo ein solches Einreissen stattfindet, wird der Inhalt stärker gezerrt, während er zugleich in die entstehende Furche hineingepresst, und daher daselbst auch weniger stark zusammengedrückt wird. Wie Fig. 11 zeigt, besitzen die Korkzellen einen sehr dicken Celluloseschlauch (*c*), eine ebenso dicke Suberinlamelle (*s*) und dünne Mittellamelle (*m*). Der erstere ist stark verholzt; er ist es, der einreisst und die im Querschnitte wie Porencanäle aussehenden Furchen erzeugt. Die Suberinlamelle ist sehr dehnbar und elastisch und zeigt keinerlei Structur, während die Mittellamelle ebenso wie die Celluloselamelle zerreisst, nur kann man ohne der noch zur Sprache kommenden Präparation nichts davon sehen. Weiter nach aussen, wo die Dehnung noch stärker ist und die Inhalte entfärbt oder herausgewaschen sind, wird die ganze Erscheinung wieder undeutlich. Die ganze Wand wird dünner, die Spalten breiter und flacher, und von aussen sieht man nur eine unregelmässige Streifung der Membran. Diess ist die Erscheinung bei Ulmus.

Was den Inhalt betrifft, so kenne ich, abgesehen von Betula, kein weiteres Beispiel. Doch habe ich auf diesen Punkt zu wenig geachtet, um über die Verbreitung der Erscheinung an Inhalten urtheilen zu können. Über Betula werde ich in einem folgenden Abschnitte referiren. Hingegen habe ich mich davon überzeugt, dass Suberinschlauch und Mittellamelle sehr häufig der Quere nach zerrissen sind zu Streifen. Indessen sieht man in den bei weitem meisten Fällen weder auf Querschnitten noch Tangentialschnitten davon etwas, weil meist beide zerreissende Lamellen zu dünn sind, um auffällig in Erscheinung treten zu können. In allen Fällen kommt man indessen zum Ziele, wenn man dünne Quer- oder besser Tangentialschnitte

Download from The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum

mit Kalilauge kocht. Da wird die Suberinlamelle gelöst, wenigstens zum grössten Theile, und man kann nun nach Behandlung mit Jod die zerrissenen Lamellen sehen. Auf diese Weise habe ich mich überzeugt, dass alle irgend wie einer dauernden Zerrung ausgesetzten Korke, solche Zerreissungserscheinungen an Celluloseschlauch und Mittellamelle aufweisen. Sehr schön z. B. bei *Cytisus Laburnum*. Hier sind (Fig. 5) die Zellen aussen sehr verdickt, was aber nur auf Rechnung der Suberinlamelle kömmt, denn Celluloseschlauch und Mittellamelle sind sehr dünn. Fig. 6 stellt den mit warmer Kalilauge behandelten Querschnitt durch eine ein Jahr alte Korkzelle dar, Mittellamelle und Celluloseschlauch sind noch ganz, die in der 2—3jährigen Korkzelle, welche wie der entsprechende Tangentialschnitt Fig. 7 lehrt, beide schon zerrissen sind. Man bemerkt, dass diess nur in den Längswänden der Fall ist; sie sind die einzigen der Zerrung ausgesetzten.

Ganz ähnliche Bilder erhält man bei *Abies pectinata*. *Ulmus effusa*, *Juniperus communis*, *Prunus avium*, *Platanus orientalis*, *Corylus Avellana*, *Castanea vesca*, *Quercus pedunculata*, *Rhamnus cathartica* etc.

Bei *Abies pectinata*, wo, wenn der Celluloseschlauch vorhanden ist, derselbe sehr dünn ist, sieht man die Erscheinung nur an der Mittellamelle, aber ausnahmsweise schon ohne Kochen mit Kali, am dünnen Querschnitte. Man sieht in der mässig dünnen Wandung in jeder Zelle 5—8 kurze aber scharfe Unterbrechungsstellen der Mittellamelle. Diess ist aber nur an mehrjährigen Zweigen zu sehen. Auch an Tangentialschnitten zeigt sich die Zerreissung, was sonst bei Mittellamellen nicht der Fall ist. Es erscheint an solchen die Zellwand von schmalen, unregelmässigen Längsrissen durchsetzt.

Bei *Corylus Avellana* zeigt auch der braune Zellinhalt hie und da ziemlich undeutlich Zerrungserscheinungen. Sehr deutlich sind diese nach Behandlung mit Kalilauge am Celluloseschlauche, während ich an der Mittellamelle keine finden konnte. Bei *Castanea vesca* und *Quercus pedunculata* erscheint der Celluloseschlauch oft sehr regelmässig in Ringe zerrissen, und ebenso die Mittellamelle vielfach gespalten. Bei *Rhamnus cathartica* ist dasselbe an der Mittellamelle schön zu sehen. In allen diesen Fällen nimmt man am besten Tangentialschnitte durch die äussersten, bereits gelblichen Zellen ohne Inhalt.

Download from The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum

3. Die Korkschichte (*Phellem*) und ihre Bestandtheile.

A. Das Phelloid (anatomisch).

Bekanntlich hat Sanio gefunden, dass das Korkcambium, das Nägeli Phellogen nannte, meistens nicht nur nach aussen den Kork entwickelt, sondern zugleich nach Innen ein chlorophyllhältiges Parenchym, das er *Phelloderma* nannte (Korkrindengewebe). Mohl hatte schon früher die Unterscheidung zwischen Kork und Periderm (Lederkork) gemacht, ohne indessen eine scharfe Definition dieser Begriffe zu geben. Doch geht aus der Anwendung, welche er von seinem Begriffe Periderm macht, hervor, dass er darunter jene Korke verstanden haben will, welche aus flachen, tafelförmigen Zellen bestehen. Es ist jedoch klar, dass eine auf so schwacher Grundlage beruhende Unterscheidung einer allgemeinen Durchführung nicht fähig ist. Nicht nur, dass zahlreiche Korke aus tafelförmigen und radial gestreckten Zellen bestehen, also aus abwechselnden Lagen von Kork und Periderm, im strengen Sinne Mohl's, wie diess in der That von manchen Autoren aufgefasst worden ist[1], sondern viele aus bei der Entstehung radial gestreckten Zellen bestehende Korke erscheinen in Folge des Rindendruckes später aus tafelförmigen Zellen zusammengesetzt. De Bary hat dieses bei der Bearbeitung seiner Anatomie der Vegetationsorgane sofort erkannt und das Wort Periderm, um es nicht verloren gehen zu lassen und einen neuen Namen einführen zu müssen, auf die gesammten im Phellogen den Ursprung nehmenden Bildungen angewendet.[2] De Bary's Periderm gliedert sich daher von innen nach aussen gerechnet in Phelloderm, Phellogen und Kork.

Nachdem ich mir die Mittel verschafft hatte, verkorkte Zellen sicher von verholzten zu unterscheiden, erkannte ich bald, dass nicht alles das, was man bislang als Kork (Periderm Mohl) bezeichnete, wirklich nur aus verkorktem Gewebe besteht, sondern

---

[1] Siehe O. Duchartre, Élém. de Botan. 1877. p. 222 f.; ferner Flückiger, l. c. p. 335.

[2] Die Kenntniss davon verdanke ich einer persönlichen Mittheilung Prof. De Bary's vor dem Erscheinen seines Werkes.

Download from The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum

dass nicht selten ein geringerer oder grösserer Theil davon keine Spur von Korkstoff enthält, und nur schwächer oder stärker verholzt ist. Bei einem Theile dieser Korke besteht nur etwa $^1/_3$—$^1/_{10}$ der ganzen Gewebemasse aus solchen nicht verkorkten Schichten, bei anderen etwa die Hälfte, und endlich gibt es zahlreiche, wo $^2/_3$—$^9/_{10}$ der ganzen vom Phellogen nach aussen entwickelten Gewebemassen unverkorkt sind. Es bestehen also diese Periderme (De Bary), aus Phelloderm,[1] Phellogen, Kork und in diesen eingelagerten nicht verkorkten Schichten. So lange man glaubte, dass alles das, was vom Phellogen nach aussen abgeschieden wird, zugleich immer verkorkt ist, konnte man den Begriff Kork, in dem zugleich ein histologisches Moment liegt, rundweg auf jenes überhaupt anwenden. Jetzt ist diess nicht mehr möglich. Hingegen kann man alles vom Korkcambium in centrifugaler Richtung abgeschiedene Gewebe überhaupt und ohne Rücksicht auf seine Zusammensetzung die Korkschichte (Phellem) nennen, und die in dieser nicht selten in regelmässigem Wechsel mit Korklamellen vorkommenden nicht verkorkten Schichten als Phelloid bezeichnen. Durch letzteren Namen wird angedeutet, dass es ein dem Korke (in der Lagerung und Form seiner Zellen etc.) sehr ähnliches Gewebe, aber doch kein echter Kork, sondern ein falscher oder Scheinkork ist, der leicht mit dem eigentlichen zu verwechseln ist, und bisher in der That bei *Boswellia*, *Pinus*, *Evonymus*, *Ulmus* etc. verwechselt worden ist.

In seiner vollständigen Ausbildung besteht daher das Periderm (De Bary) aus Phelloderm, Phellogen und der Korkschichte (Phellem), und diese letztere aus Kork und Phelloid; Phelloderm und Phelloid können gänzlich fehlen. Die Ausbildung von nicht verkorkten Gewebslagen innerhalb eines mit so ausgesprochener Function begabten Gewebes wie der Kork, liess die Vermuthung entstehen, dass dieselben nicht ohne physiologische oder mechanische Bedeutung für die Pflanze sind. Es schien mir von vorne herein wahrscheinlich, dass die Phelloidschichten irgend welche physiologische Arbeit leisten. Diese Vermuthungen haben sich bei näherer Untersuchung in auffallender Weise bestätigt. Ich werde auf diesen wichtigen Punkt aus-

---

[1] Kann auch fehlen.

Download from The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum

führlich in einem eigenen Abschnitte zurückkommen, und hier nur so viel davon andeuten, als zum Verständniss der behufs Beschreibung der untersuchten Phelloide gemachten Eintheilung derselben nothwendig ist. Es hat sich, trotzdem ich nur 22 Phelloide genauer untersucht habe, eine ganz natürliche Eintheilung in zwei grosse Gruppen ergeben. Die Phelloide der einen vermitteln die leichte Abspaltung der Borkenstücke von der Rinde, ich nenne sie Trennungsphelloide, während die der anderen durch ihre massenhafte Entwicklung gewissermassen, oder in der That den Kork ersetzen; ich nenne sie Massen- oder Ersatzphelloide. Zu diesen letzteren, welche immer die Hauptmasse der betreffenden Korkschichten (Phelleme) ausmachen, gehören die von *Testudinaria Elephanthopus, Liquidambar styraciflua, Passiflora limbata* (und andere verwandte Arten), *Ulmus suberosa* und *Evonymus europaeus.* Die übrigen untersuchten sind Trennungsphelloide. Diese sind nun zweierlei Art: entweder sind die Korkzellen dickwandig und fest und die dazwischenliegenden Phelloidschichten dünnwandig, und zum Zerreissen in bestimmter Richtung geeignet, oder die Sache verhält sich umgekehrt. Im ersteren Falle bewirken die hygroskopischen Krümmungen von Kork und todtem Rindengewebe die Zerreissung im Phelloid oder an der Grenze dieses mit dem Korke; im letzteren Falle veranlasst das Phelloid mit dem Borkengewebe oder jenes vorwiegend allein, die Zerreissung in den Korklamellen. Im ersten Falle hat man ein passives, im zweiten ein actives Trennungsphelloid. Zwischen beiden sind Übergänge denkbar und kommen solche auch vor. Die Anordnung der Phelloide in der nachfolgenden Beschreibung derselben ist daher folgende:

I. Massen- oder Ersatzphelloide.

Testudinaria Elephanthopus, Ulmus suberosa, Evonymus europaeus, Liquidambar styraciflua, Passiflora limbata, Herbertii etc.

II. Trennungsphelloide.

a) Passive: *Boswellia papyrifera, Philadelphus coronarius, Fuchsia* sp., *Callistemon* sp., *Myrtus communis, Heterocentrum roseum, Lasiandra floribunda, Melaleuca styphelioides, Viburnum Opulus. Rubus odoratus.*

b) Active: *Abies excelsa, Araucaria excelsa, Pinus sylvestris, Taxus baccata, Larix europaea.*

Download from The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum

Den Übergang zwischen den activen und passiven vermittelt die ziemlich unregelmässige Bildung bei *Eucalyptus Globulus*. Bei vielen dieser Phelloide ist die Anpassung an die Function eine ganz überraschende, bei anderen wieder nur unvollkommen, bei allen aber mit Sicherheit zu erkennen.

Um leicht und mit ziemlich grosser Sicherheit zu entscheiden, ob ein vorliegender Kork Phelloid enthält oder nicht, genügt es, einen genügenden Querschnitt durch ihn mit Schulze'schem Gemische unter Deckglas zu kochen und dann mit Chlorzinkjod zu behandeln. Die ihres Holzstoffes beraubten Phelloidschichten färben sich blau, während der eigentliche Kork braun wird.

In der Literatur finden sich nur spärliche Andeutungen über das Vorkommen von nicht verkorkten Schichten im Korke, was bei dem Mangel von sicheren Reagentien für Kork- und Holzstoff begreiflich ist. Sanio gibt für *Melaleuca styphelioides* an, dass bestimmte, aus dem Korkcambium hervorgehende Zellen, dünnwandig bleiben und zusammengepresst werden. Bei *Boswellia papyrifera* ist die von Mohl[1] zuerst erwähnte verkieselte Zellschichte Phelloid.

Voechting[2] gibt von *Lepismium radicans* an, dass in unter den Basalzellen gewisser Haarbüschel der Achselsprossen gelegenen Zellen eine Bildung von Korkgewebe stattfinde, dessen Zellen zart bleiben, meist collabiren und sich nicht korkartig verdicken. Da aber auch bei dem echten Korke der Rhipsalis ähnliche Gewebezonen abwechselnd mit ihre Wände verdickenden Korkzellschichten auftreten, so nennt es Voechting einfach Kork. Ist möglicherweise Phelloid, was noch zu untersuchen wäre.

Ich gehe nun zur Beschreibung der einzelnen Phelloide über.

I. Massen- oder Ersatzphelloide.

Die grossen Phellemmassen von *Testudinaria Elephanthopus* sind mehr weniger regelmässig geschichtet. Zahlreiche Schichten von radial gestreckten Zellen wechseln mit etwa 4—10 Lagen von tafelförmigen ab. Zwischen beiden findet sich eine scharfe Grenze. Die tafelförmigen Zellen, welche dem Lumen nach nur

---

[1] Bot. Zeitung, 1861, 229.

[2] Rhipsalideen, Pringsh. Jahrb., IX, 348.

Download from The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum

ein Geringes vom Gesammtlumen des ganzen Phellems ausmachen, sind verkorkt, die weitlumigen Schichten hingegen sind Phelloid. Die Zellen dieses sind stark verholzt, vollkommen leer, dünnwandig und mit in unregelmässigen Querreihen stehenden kleinen Tüpfeln versehen. Einzelne nur besitzen rothbraunen Inhalt, welcher hie und da ein Raphidenbündel enthält. Auch die Korkzellen sind dünnwandig, schwach verkorkt und mit dicker Mittellamelle versehen.

Mohl [1] hielt die Phellemmassen von *Testudinaria* für abgestorbene Rindenschichten und sagt, diesem Umstande wäre das Vorkommen der Raphidenbündel zuzuschreiben, die sich sonst nie im Korke fänden.

Bei *Ulmus suberosa* enthalten sowohl die Korkflügel dünner Zweige als auch die Korkmassen an Stämmen reichliche Mengen von Phelloid. In den Zweigflügeln ist die Bildung regelmässiger, und findet sich verhältnissmässig mehr Phelloid vor, als im Stammkorke. In jenen wechseln 2—3 Lagen schmaler Zellen mit braunem Inhalte mit zahlreichen leeren, weitlumigen ab. Es sind jedoch nicht nur jene verkorkt, sondern auch 2—3 Lagen anschliessender weitlumiger, die indess weniger gestreckt sind, als die Phelloidzellen. Auf diese Weise kommt doch eine scharfe Grenze zwischen den Kork- und Phelloidschichten zu Stande. Im Korke dicker Stämme kommen viele Unregelmässigkeiten vor, und ist derselbe nur etwa zur Hälfte aus Phelloid zusammengesetzt, während dieses in den Korkflügeln der Zweige etwa $^{9}/_{10}$ der Gesammtmasse ausmacht. Dieses besteht aus leeren, dünnwandigen, stark verholzten Zellen, mit kleinen, spärlichen Tüpfeln. An jenen Stellen der Zweige, welche der Flügel entbehren, sind nur die schmalen Korkschichten entwickelt, kommt daher hier, wie auch noch bei anderen Pflanzen die Flügelbildung nicht durch massenhafte Korkentwicklung, sondern durch Ausbildung eingeschalteter Phelloidschichten zu Stande.

Am meisten Ähnlichkeit mit der Bildung von *Ulmus suberosa* hat die von *Liquidambar styraciflua*. Ich habe sie nur an Zweigen studirt. Hier werden jedes Jahr zuerst 30—50 Lagen von weitlumigen, leeren Zellen von quadratischem oder radial etwas

[1] Vermischte Schriften, 1845, p. 190.

Download from The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum

gestrecktem Querschnitte entwickelt, und dann 4—5 Lagen von schmal tafelförmigen, dünnwandigen Zellen, mit rothbraunem Inhalte. Die Grenze zwischen den beiden Schichten eines Jahres ist meist nicht ganz deutlich, hingegen sind die auf einander folgenden Jahre ganz scharf von einander getrennt. Die schmalen Zellen sind stark verkorkt und verkieselt, die weiten nur verholzt. Dieses Alles gilt aber bloss für die Korkflügel; wo diese fehlen, findet sich nur der verkieselte eigentliche Kork.

Hie und da findet man, namentlich an den Seitenflächen der Flügel im Phelloid einzelne verkorkte Zellen, oder kleine Gruppen davon. Die übrige Phelloidmasse enthält jedoch keine Spur von Korkstoff, wie die aus anderen Gründen gemachte genaueste Untersuchung lehrte.

In sehr ausgezeichneter Weise differenzirt ist das Massenphelloid von *Evonymus europaeus*. Hier hat man die vier Korkflügel und die übrigen Korkmassen zu unterscheiden. Beide zeigen sehr wesentliche Verschiedenheiten von einander. Letztere sind sehr unregelmässig entwickelt; stellenweise sehr stark, in wulstigen Massen, stellenweise wieder wenig oder gar nicht. Wo sie fehlen, bleibt die feste, wachsreiche Epidermis erhalten, und man findet diese selbst an 3—4 Centimeter dicken Stämmchen noch stellenweise vor. Diese unregelmässigen Korkmassen zwischen den Flügeln bestehen aus abwechselnden Schichten von sehr verschiedener Dicke, von Phelloid und Kork; diese Schichten sind sehr unregelmässig, mannigfach verbogen und ausgekeilt. Auch finden sich hier, abgesehen von dem wesentlichen Unterschiede beider Gewebe, keine sonstigen auffälligen Differenzen vor. Um so mehr ist dieses bei den vier Flügeln der Fall, welche meist erst im 2. bis 3. Jahre entstehen, und nach Individuen sehr verschieden stark entwickelt sind. Sie können bis vier Jahre lang weiter wachsen und über $^3/_4$ Centimeter hoch werden. Später werden sie durch tiefer greifende Borkenbildung abgestossen. Von den Korkflügeln von *Acer*, *Ulmus*, *Liquidambar* etc. unterscheiden sie sich schon durch ihre Festigkeit, welche von den festen, mässig dickwandigen Phelloidschichten herrühren, die die Hauptmasse derselben ausmachen. Diese werden jedes Jahr zuerst gebildet und bestehen aus derb- und braunwandigen, steifen, radial gestreckten Zellen, welche immer einen oder mehrere

Download from The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum

rundliche, rothbraune in Chromsäure leicht lösliche Klumpen enthalten, die den Korkzellen fehlen. Auch zeigen sie immer spaltenförmige Poren. Die mit ihnen regelmässig abwechselnden 3—4 Lagen von Korkzellen, sind ganz schmal und bewirken eine schöne Schichtung. Die Korkzellen selbst sind ganz dünnwandig, schmal, tafelförmig, farblos und ohne Inhalt. Nach innen zu sind diese Lagen scharf vom Phelloid abgegrenzt, nach aussen finden Übergänge statt. Wie man sieht, sind hier Kork und Phelloid sehr auffällig von einander verschieden.

Mehrere Passiflora-Arten besitzen an der Basis ihrer Stämme Korkmassen, die zur Flügelbildung Veranlassung geben und ebenfalls zum Theile aus Phelloid bestehen.

Junge Pflanzen von *Passiflora limbata* besitzen einen sehr schönen, fast weissen, geschichteten Kork. Die weitlumigen Phelloidzellen sind radial gestreckt, die nur schwach verkorkten Korkzellen breit, tafelförmig. Alle radialen Wände zeigen eine ausgezeichnet schöne Wellung, und sind, sowie die tangentialen, sehr dünn und farblos. Sämmtliches Gewebe ist inhaltsleer. Die Grenze zwischen Kork und Phelloid ist hier nur wenig scharf und ist dieses Phelloid das am wenigsten differenzirte unter den mir bekannten. Ganz ähnlich verhält sich *Passiflora Herbertii.*

Die Korkflügeln von *Quercus suber, Acer campestre, Aristolochia cymbifera, Peixotoa* etc. enthalten kein Phelloid, und bestehen aus oft nur sehr schwach verkorktem Korke.

II. Trennungs-Phelloide.

a) Passive.

Boswellia papyrifera bietet eines der ausgezeichnetsten Beispiele für diese Abtheilung. Es wechseln hier 10—15 Schichten von echten Korkzellen mit einer einfachen Zelllage, welche das Phelloid darstellt. Die Korkzellen (s. Fig. 13) sind dickwandig und dabei im natürlichen Zustande so zusammengepresst, dass das Lumen gänzlich verschwindet. Die Suberinlamelle ist ganz dünn, und wird die Hauptmasse der Verdickung von reiner oder schwach verholzter, hygroskopischer Cellulose gebildet. Die Phelloidschichte besteht hingegen aus Zellen, deren Aussen-

Download from The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum

wandung dünn, Seitenwandungen sehr dünn und Innenwandung sehr dick sind. Diese letztere ist stark verholzt und, sehr stark verkieselt. Sie zeigt nach innen vorspringende Leisten (siehe Fig. 13 und 14), welche meistens der Längsrichtung des Stammes folgen. Da die Seitenwandungen sehr leicht zerreissen, erfolgt die Trennung der Peridermlagen immer im Phelloid, und werden dabei die so beschaffenen Innenwandungen der Phelloidzellen blossgelegt, und zur äussersten Schichte des Phellems gemacht.

In anderer Weise entwickelt ist der ebenso schöne Kork von *Rubus odoratus*. Derselbe entsteht tief in der Rinde, unmittelbar über dem primären Baste. Die zuerst gebildete Korklage erscheint nach dem Abwerfen der Rinde fein bestäubt oder bereift; sie ist dabei wie alle folgenden zimmtbraun, vollkommen glatt und um den ganzen Stamm herumgehend. Jener Reif rührt von Kristall-Drusen oxalsauren Kalkes her, welche sich in reichlicher Menge in dem Rindenparenchym befanden, unmittelbar ausserhalb der Korklagen, und durch das Zerreissen und Trockenwerden frei geworden sind. Jedes Jahr werden mehrere, der im reifen Zustande locker den Stamm umfassenden Korkblätter gebildet. Jedes derselben bildet einen fast vollkommen freien, mit Längsriefen versehenen Cylinder, deren man an dickeren Stämmen 2—3 und mehr in einander geschachtelt finden kann. Jedes Korkblatt besteht (Fig. 21) normaler Weise aus 3 Zellschichten, von welchen die mittlere wahrer Kork ist, die beiden anderen sind Phelloid. Das Korkcambium entwickelt daher in der Regel abwechselnd je zwei Phelloidlagen und eine Korklage und erfolgt die Trennung der Korkblätter immer in der Mittellamelle zwischen den beiden Phelloidschichten. Die mittlere Zelllage jedes Blattes, die Korkschichte, besteht aus breittafelförmigen, dickwandigen Zellen, die stark verkorkt und sammt ihrem spärlichen Inhalte fast farblos sind. Die braune Färbung der Korkblätter rührt von den Zellwänden der beiden Phelloidschichten her, die dünnwandig sind und stark verholzt.

Die Trennung der einzelnen Blätter wird hier zweifelsohne durch das Dickenwachsthum von Holz und Rinde bewirkt, in Folge dessen die mit einander nur lose verbundenen Schichten, welche sehr unabhängig von einander von aussen nach innen

Download from The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum

abtrocknen, an einander verschoben werden und die jeweilige Äusserste einen Längsriss erhält. Dies Alles ist aber nur durch die im Phelloid vorgebildete Trennungsstelle möglich.

Von dem geschilderten normalen Baue kommen im Einzelnen nicht selten Unregelmässigkeiten vor; so z. B. verkorken manchmal einzelne Phelloidzellen, oder findet bei der Trennung der Blätter Zerreissung einzelner Zellen statt.

Bei *Viburnum Opulus* wird im ersten Jahre eine aus 3—5 Zellschichten bestehende Phellemlage gebildet, welche aus 2—4 inneren eigentlichen Korkzellenlagen und einer (nur selten auf kurze Strecken weit sind deren zwei) Phelloidlage bestehen. Die Zellen dieser bestehen aus sehr schwach verholzter Cellulose, so dass schon nach kurzer Einwirkung von kalter concentrirter Kalilauge reine Cellulose zurückbleibt. Wie die Figur (Fig. 22) zeigt, sind die Seitenwandungen derselben dünn, die Aussenwandung mässig, die Innenwandung stark verdickt, dabei schön geschichtet und mit Porencanälen versehen. Das was das erste Jahr geschieht, wiederholt sich nun jährlich, mit geringen aber constanten Modificationen. In älteren Phellemlamellen wird das Phelloid 2- selbst 3schichtig; dabei werden seine Zellen mehr tafelförmig und erhalten rothbraunen Inhalt und ebenso gefärbte Wandungen. Die ober- und unterseitigen Verdickungen werden schwächer und erhalten oft zierlich verzweigte Porencanäle. Die Korkzellen in den Bildungen der ersten Jahre oft radial etwas gestreckt, werden später breit, tafelförmig. Immer sind sie mässig dünnwandig und inhaltsleer.

Ältere Stämme bilden nun oft sehr schöne Korkblätter, welche durch Trennung und Zerreissung im Phelloid zu Stande kommen; dabei fallen die Verdickungsschichten häufig heraus, indem nur die Mittellamellen zerreissen, so dass man an den isolirten Korkblättern das Phelloid nur schwierig findet. Während aber bei *Rubus odoratus* in jeder Phelloidschichte Trennung erfolgt, ist dieses hier, wie bei *Boswellia papyrifera* nicht der Fall. Man findet daher immer in den Korkblättern eingeschlossene Phelloidschichten.

Sehr interessant ist die Entwicklung des Phellems bei *Philadelphus coronarius,* auf dessen merkwürdigen Kork schon Sanio aufmerksam gemacht hat, ohne indessen zwei wichtige

Download from The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum

Eigenthümlichkeiten zu bemerken. Ich gebe daher eine nochmalige Darstellung des Sachverhaltes, die nicht nur auf meine eigenen Studien, sondern auch auf Sanio's Beschreibung fusst. Es entstehen hier zusammenhängende Phellemmassen aus mehreren in auf einander folgenden Parenchymzellenreihen der primären Rinde entstehenden Phellogenen. Der nähere Sachverhalt ist aber folgender. Unmittelbar unter der Epidermis des einjährigen Zweiges liegen 6—7 Lagen von collenchymatischen Parenchymzellen, welche, sobald die Korkbildung beginnt, zusammengepresst werden, und sich mit braunem Inhalte füllend, absterben. Auf sie folgt eine einfache Lage von weiteren, dünnwandigen Parenchymzellen, welche unmittelbar an den primären Bast grenzt. Zwischen und innerhalb der Bastbündel folgen noch andere solcher Schichten, welche sämmtlich der Sitz der Phellembildungen sind. Die äusserste derselben begrenzt den Bast aussen, die folgende innen. Indem nun die Zellen jener, ohne sich irgendwie zu theilen, verkorken, entsteht die äusserste Lage der Korkzellen. Man könnte diese in Folge dessen mit einer Endodermis (De Bary) vergleichen (Schutzscheide), aber die Zellen unterscheiden sich durch nichts in der Form von zusammenschliessenden Parenchymzellen, und verlieren ihren Inhalt gänzlich. Was nun die Zellen der folgenden Parenchymschichte betrifft, so theilt sich jede durch zwei centrifugale Scheidewände in drei Tochterzellen, von welchen sich die äussere bedeutend radial streckt und immer verkorkt; ihre Wandungen sind nicht sehr dünn. Die mittlere wird entweder zu einer echten Korkzelle, wo dann ihre Wandung eben solche Beschaffenheit erhält, wie die der äusseren, oder sie verdickt sich etwas, namentlich innen, wo dann auch zahlreiche Porencanäle entstehen, und wird zur verholzten Phelloidzelle; diess findet aber nur selten statt, regelmässig erst in späteren Bildungen. Die innere Tochterzelle kann entweder Kork-, Phelloid- oder Mutterzelle für weitere Theilungen werden; im letzteren Falle verhält sie sich ebenso wie die ursprüngliche Parenchymzelle, aus der sie entstanden ist. Ist aber, wie gewöhnlich, ersteres der Fall, so übernimmt die darunter liegende Parenchymzelle (der nächsten Reihe) die Rolle der Mutterzelle und das Spiel der Theilungen wiederholt sich. Es können aber auch 1—2 Parenchymzellreihen übersprungen und erst die 2. oder 3. Zelle

Download from The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum

zur Mutterzelle werden, wodurch jene eingeschlossen werden, gerade so, wie der primäre Bast, der ganz directe vom Korke umschlossen ist. Es ist dieses ein Beispiel für eine so zu sagen condensirte Borkenbildung; eine Borke, die zum grössten Theile aus Phellem besteht.

Im Allgemeinen gleichen sich jene geschilderten Unregelmässigkeiten in der Aufeinanderfolge von Kork und Phelloid so aus, dass dieses in mehr weniger regelmässige Querreihen zu stehen kommt, in welchen, wenn auch selbstverständlich nicht jeder, die Trennung erfolgt, und welche eine Schichtung des Phellems bedingen.

Fuchsia globosa besitzt, wie alle nun noch folgenden Arten mit passiven Trennungs-Phelloiden ein Phellem, das aus abwechselnden einfachen Lagen von Kork- und Phelloidzellen besteht. Die Pflanze bildet Ringel-Borke. Die Korkzellen haben einen sehr regelmässigen quadratischen Querschnitt, sehr dünne, doch steife, braune Wände und sind vollkommen leer.

Die Phelloidzellen sind sehr stark zusammengepresst und oft kaum sichtbar, ganz dünnwandig, schmal, tafelförmig und sind stark verholzt und mit braunem Inhalte erfüllt. Dort, wo sie innen an die Korkzellen grenzen, finden sich hie und da kleinere oder grössere Intercellularräume. Diese liegen unmittelbar ausserhalb (oder über) den radialen Wandungen der Korkzellen, welche eine entschieden dünnere Mittellamelle als die tangentialen besitzen. Die Abtrennung von Phellemlamellen erfolgt hier, wie selbstverständlich, im Phelloid oder an der Grenze von Kork und Phelloid, dort, wo sich die Intercellularräume finden, welche die Spaltungsebenen vorzeichnen. Selbstverständlich aber wird nicht in jeder Phelloidschichte eine Spaltung erfolgen. Der Phelloidtypus, welcher bei *Fuchsia* eben geschildert wurde, kommt auch bei gewissen Melastomaceen und Myrtaceen vor; wahrscheinlich ist er aber noch viel verbreiteter. Bei *Fuchsia* finden sich aber, wie sofort deutlich werden wird, einige Unvollkommenheiten vor, welche schon weniger bei den Melastomaceen bemerklich werden, am schönsten aber bei einigen Myrtaceen eliminirt sind. *Callistemon* und *Melaleuca* repräsentiren den höchsten Grad der Entwicklung dieses Typus.

Download from The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum

Heterocentron roseum. Voechting[1] gibt an, dass sich im Korke dieser Pflanze an bestimmten Stellen Intercellularräume finden. Da mir dies unwahrscheinlich schien, untersuchte ich den Gegenstand. Nach genannten Autors Darstellung werden die ursprünglichen Mutterzellen durch zwei rasch auf einander folgende tangentiale Theilungswände in drei Zellen zerlegt, von welchen sich die mittlere rasch tangential streckt und dann verkorkt; die innerste bleibt entweder tafelförmig und verkorkt erst später, oder aber sie wird Mutterzelle und wiederholt den ursprünglichen Theilungsvorgang, wobei immer die äusserste der drei Schwesterzellen tafelförmig bleibt, während die mittlere sich etwas streckt. Auf diese Weise entstehen abwechselnde Reihen von tafelförmigen und radial gestreckten Zellen, welche nach Voechting alle verkorkt sind. An der Innenseite nun der tafelförmigen Zellen entstehen die viereckigen Intercellularräume, welche der Länge des Stammes nach verlaufen. Soweit ich dieses noch untersucht habe, kann ich alles bestätigen, nur verkorken jene tafelförmigen Zellen gar nicht und finden sich daher, wie erwartet, jene wohl ausgebildeten Intercellularräume nicht im Korke, sondern, wie bei *Fuchsia*, aber regelmässig entwickelt, an der Innenseite der Phelloidschichten, welche hier als ausgezeichnetes Trennungs-Phelloid ausgebildet ist.

Der fertige Zustand ist bei *Heterocentron roseum* folgender. Die Phelloidzellen sind kurz, tafelförmig, zusammengepresst, verholzt, sehr dünnwandig; am dicksten sind die Seitenwandungen. Die Korkzellen sind dickerwandig, radial etwas gestreckt, mit nach aussen etwas gewölbten Aussenwandungen (wodurch die Intercellularräume zu Stande kommen), während die Innenwandung völlig gerade ist; auch bei ihnen sind die Seitenwandungen am dicksten; sie liegen den längsverlaufenden Intercellularräumen gegenüber, die im Korke, der, sobald er entwickelt ist, abstirbt, offenbar keine Durchlüftungszwecke haben können, sondern nur im Dienste der Abtrennung der Phellemschichten stehen. Als Lücken mitten im Phellem sind sie aber jedenfalls schädlich, d. h. der Function des Korkes entgegen-

[1] Bot. Abhandlungen, von Hanstein herausgegeben. III. Bd., I. Heft, p. 50, in „Bau und Entwicklung der Melastomaceen."

Download from The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum

wirkend. Diese schädliche Nebenwirkung der Intercellularräume wird durch stärkere Verkorkung der radialen Wandungen der Korkzellen compensirt.

Nicht nur sind diese dicker, was nur auf Rechnung der Suberinlamelle kommt, sondern sind auch die Mittellamellen theils ungemein dünn, theils fehlend, d. h. verkorkt. Nie geschieht dieses jedoch ihrer ganzen Breite nach, sondern ist immer nur eine mittlere Partie von verschiedener Breite verkorkt. Versucht man daher die Trennung mit Chromsäure, so gelingt diese nur unvollständig, indem die Suberinschläuche seitlich an einer Stelle mit einander fest zusammenhängen bleiben.

Das ganze Phellem von dieser Pflanze besteht daher aus lauter Streifen von zwei Zellen Breite, die von einander durch grosse Intercellularräume geschieden sind; jeder Streifen besteht aus einer äusseren Korkzelllage, mit nach aussen gebauchten Aussenwandungen und geraden Innenwandungen und einer inneren Phelloidzelllage mit nach innen ausgebauchten Innen- und geraden Aussenwandigen. Dadurch hängen die beiden Lagen jedes Streifens fest zusammen, während die auf einander folgenden Streifen leicht von einander trennbar sind.

Fast ganz ebenso verhält sich *Lasiandra floribunda*, und vielleicht noch manche andere Melastomaceae.

Wo bei *Callistemon* sp. das Phellem regelmässig entwickelt ist, zeigt es folgenden Bau. Es besteht aus abwechselnden einfachen Reihen von Kork- und Phelloidzellen. (S. Fig. 23). Je eine innere Phelloid- und äussere Korkzellreihe sind fest und ohne Intercellularräume mit einander verbunden zu Streifen oder Lamellen, die durch grosse, längsverlaufende Intercellularräume von einander getrennt sind. Die sind oft so gross wie ganze Zellen. Die Phelloidzellen sind flach tafelförmig und unterseitig etwas verdickt. Ganz eigenartig sind aber die Korkzellen gebaut. Dieselben sind im Querschnitte breit, tafelförmig oder sogar etwas radial gestreckt, derbwandig; Aussen- und Innenwandung sind dünn, die Seitenwandungen aber besitzen in der Mitte eine gürtelförmig um die ganze Zelle herumlaufende Verdickung, deren Querschnitt spindelförmig ist. In der Mitte sind daher die Seitenwandungen am dicksten und nimmt von da ihre Dicke

Download from The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum

nach aussen und innen allmälig ab.[1] Von den Intercellularräumen aus werden dieselben leicht gespalten, schon beim Verfertigen der Schnitte, immer aber nur bis zur Verdickung. Die mikrochemische Untersuchung lehrt nun, dass an Stelle dieser gürtelförmigen Verdickung die Mittellamelle gänzlich fehlt, d. h. verkorkt ist, und dass jene gänzlich auf Rechnung der Suberinlamelle kommt, während die Celluloselamelle überall ziemlich gleich dick ist.

Wir sehen also hier die den grossen Intercellularräumen entsprechenden radialen Wandungen der Korkzellen nicht nur mit in eigenthümlicher Weise verstärkter Suberinlamelle versehen, sondern auch an bestimmter Stelle ohne Mittellamelle. Dies alles um den schädlichen Einfluss der nur zum Zwecke der Trennung entstandenen Intercellularräume auszugleichen.

Dass diese Auffassung die richtige ist, ergibt sich aus den zahllosen Unregelmässigkeiten, die das Phellem bei dieser Pflanze wie auch den andern untersuchten Myrtaceen aufweist. Diese betreffen nicht nur die Vertheilung des Phelloids im Phellem, sondern auch den Bau der Korkzellen. Diese beiden Unregelmässigkeiten gehen aber Hand in Hand. Wo die Korkzellen in 2—3 Reihen stehen, fehlt die eigenthümliche Verdickung der Seitenwandungen, tritt die Mittellamelle auf, und fehlen aber auch die Intercellularräume. Es kommen auch Mittelbildungen mit sehr schwacher Verdickung der radialen Korkwände, dünnen Mittellamellen und kleinen Intercellularräumen vor; nicht selten findet man einzelne Phelloidzellen, oft Gruppen derselben in überwiegender Menge von Korkzellen eingeschaltet, welche sich dann durch

---

[1] Sanio hatte ursprünglich in seiner Korkarbeit (Pringsh. Jahrbuch II., p. 102) den Bau dieser Korkzellen bei *Melaleuca styphelioides* ganz richtig erkannt, wenngleich die beigebrachte Zeichnung einer Stelle entnommen ist, die nichts weniger als instructiv war. Derselbe sagt: „Macht man feine Querschnitte, so erfährt man, dass sie (die Ringe) einer partiellen ringförmigen Verdickung der Korkzellen entsprechen." Hingegen beruht die Angabe, dass gerade an Stelle der Verdickung häufig die beiden Wandungen auseinanderweichen auf Täuschung. Unverständlich ist mir aber, wenn Sanio später an anderer Stelle (Botan. Zeitung 1865, p. 176) die ringförmigen Bänder als durch eine „locale, zarte, äusserst zierliche Faltung hervorgebracht" sein lassen will, und die früher gegebene, vollkommen richtige Erklärung widerruft. Mit dem schwarzen Punkt Caspary's hat diese Bildung nichts zu thun, und ich habe gefunden, dass wir es hier mit einer localen Verdickung der Suberinlamelle (und nur dieser) zu thun haben.

Download from The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum

nichts von gewöhnlichen unterscheiden: Lauter Thatsachen, welche auf's Deutlichste für den Zusammenhang jener Eigenthümlichkeiten, und die oben gegebene Auffassung sprechen. *Melaleuca styphelioides* verhält sich im Wesentlichen ganz ebenso. Die ganze Bildung ist aber etwas regelmässiger, die gürtelförmigen Verdickungen stärker, das Phelloid stärker verholzt. Die Mittellamelle der radialen Korkwände scheint selten ganz zu verkorken, ist aber immer sehr dünn. (S. Fig. 23.)

Myrtus communis zeigt etwas grössere Abweichungen. Der Hauptunterschied liegt darin, dass eine eigentliche gürtelförmige Verdickung fehlt, denn es erstreckt sich dieselbe über die ganze Breite der Seitenwandung. Es hat daher hier die ganze Seitenwandung dieselben Eigenschaften, wie bei *Callistemon* nur ein schmaler Theil derselben. Dieselben sind daher viel dicker als die tangentialen und ist der grösste Theil der Mittellamelle verkorkt. Die Intercellularräume sind dabei wohl entwickelt; die Phelloidzellen zeigten innen starke Verdickung mit schöner Schichtung und schmalen Porencanälen. Sie zeigen rothbraunen Inhalt, während die Korkzellen, wie auch bei *Callistemon* und *Melaleuca*, inhaltsleer sind. Unregelmässigkeiten sind häufig.

b) Active Trennungs-Phelloide.

Araucaria excelsa hat ein sehr schönes Phellem, an welches das von *Prunus avium* erinnert; während aber dieses ganz aus Kork besteht, ist jenes aus abwechselnden Schichten von 4—8 Lagen ganz dünnwandiger leicht zerreisslicher Korkzellen mit ebensoviel Lagen dickwandiger Phelloidzellen zusammengesetzt. Beide Schichten sind ganz scharf von einander getrennt. Die Phelloidzellen sind meist leer, stark zusammengepresst, mit dicker, stark verholzter Mittellamelle und unverholzter, mächtiger, rothbrauner Cellulose-Verdickung. Die Korkzellen sind farblos, ganz dünnwandig, mit starker, cellulosereicher Mittellamelle, ohne Celluloseschlauch.

Durch die hygroskopischen Krümmungen der sehr festen Phelloidschichten, in Verbindung mit der tangentialen Zerrung in Folge des Dickenwachsthumes geschieht die Zerreissung der Korkzellen und Abtrennung der Korkblätter.

Bei *Pinus sylvestris* tritt die Phelloidbildung mit der der Korklamellen schon an dünnen Zweigen auf, und findet sich am

Download from The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum

ganzen Stamme, trotz des verschiedenen Habitus der Rinde, in wesentlich derselben Weise entwickelt. Am schönsten lässt sich jedoch das Phellem und die Wirkungsweise des Phelloids an den fuchsrothen dünnen, fast pergamentartigen Borkenschuppen der oberen Stammtheile und dicken Äste studiren. Hier bestehen die schmalen, die Trennung der Borkenschuppen bewirkenden Phellemschichten aus einer mittleren, 3—4 Zellen breiten Lage von sehr dickwandigen Phelloidzellen, an welche sich aussen und innen 3—5 Lagen von ganz dünnwandigen Korkzellen anschliessen. In diesen erfolgt die Zerreissung, und zwar gewöhnlich ausserhalb der derben Phelloidschichte. In Folge dessen wird hier die Oberfläche der Rinde von 2—3 Lagen von Korkzellen eingenommen, deren äussere zerrissen sind, und auf welche das derbe Phelloid folgt. Die Korkzellen sind farblos und meist inhaltsleer, nur jene, welche nach innen unmittelbar an das Phelloid grenzen, besitzen einen rothbraunen Inhalt, in den in jeder Zelle 50—100 kleine rhombische Täfelchen von oxalsaurem Kalk so eingelagert sind, dass sie in einer Ebene parallel den Aussenwandungen der Phelloidzellen, diesen dicht angeschmiegt liegen. Wo die Borkenschuppen über einander greifen, ist die Phelloidschichte doppelt, wesshalb jene einen breiten, durchscheinenden Rand besitzen, der nur aus der Phelloidschichte und den zerrissenen Korklamellen besteht. An solchen Stellen kann man jene krystallinischen Einschlüsse am schönsten studiren. Es erscheint das Phelloid von aussen gesehen ganz dicht mit Krystallblättchen bedeckt. Dem Phelloide verdanken die rothen Schuppen ihre derbe Beschaffenheit, denn jenes besteht aus sehr dickwandigen, stark verholzten Zellen, mit zahlreichen Porencanälen, die durch seitliche Ausbuchtungen fest mit einander verzapft sind. Sie sind es allein, welche die Trennung bewirken.[1]

Die Entwicklung des Phelloides beginnt schon im ersten Jahre. Zunächst entstehen einige unregelmässige Reihen von Korkzellen, dann eine einfache Reihe von Phelloidzellen, welche jedoch nicht den ganzen Zweig umfasst. Innerhalb davon

[1] Schacht (Lehrb. d. Anat. u. Phys. 1859, II, 572) hielt hier so wie bei *Larix* die Phelloidzellen für Kork und schrieb ihnen einen grossen Zellkern und Krystall-Einschlüsse zu. So auch seine Abbildung. S. auch: „Das Mikroscop“. (1855), p. 58.

Download from The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum

entstehen wieder einige Korkzellreihen. Erst später wird das Phelloid mehrschichtig, und gewinnt grössere Ausdehnung. Seine beste Entwicklung gewinnt es an dem oben beschriebenen Orte. Hier ist das Phelloid das mächtigste und festeste Gebilde der Rinde. In der älteren, dickschuppigen Stammborke tritt das Phelloid wieder zurück. Es wird nur 2—3schichtig, ist dünnerwandig und die mit grossen zahlreichen Porencanälen versehenen Zellen sind nicht mehr so fest mit einander verbunden. Dafür werden die Korkschichten 5—10reihig und nimmt das Rindenparenchym in den Schuppen überhand. Hier hat das Phelloid seine Wirksamkeit jedenfalls verloren.

In wesentlich derselben Weise sind die Phelleme von *Larix europaea*, *Taxus baccata*, *Abies excelsa*, und andere gebaut.

Am nächsten steht das von *Abies excelsa*, die auch ganz ähnliche feste, rothe Borkenschuppen entwickelt. Selbst die Krystallblättchen in den das Phelloid aussen (und hier auch innen) unmittelbar berührenden Korkzellen fehlen nicht. Sie haben hier eine rechteckige Gestalt.

Sehr ähnlich verhält sich auch *Larix europaea*. Die ältere Stammborke, welche ich allein untersucht habe, erscheint auf dem Querschnitte von rothen, schmalen Streifen durchzogen, welche vom Phellem herrühren, welches aus einigen Lagen von Phelloid, das meist aussen und innen von zahlreichen Lagen Kork begleitet ist, besteht. Dieser besteht aus ganz dünnwandigen Korkzellen, die meist ganz dicht mit einem cochenillerothen Harze erfüllt sind. Die Phelloidzellen sind wie bei der Föhre sehr dickwandig und stark verholzt.

Das Phellem von *Taxus baccata* ist dem von *Pinus sylvestris* sehr ähnlich. Die Phelloidschichten sind indessen nicht so derbwandig und fest.

Was *Eucalyptus globulus* betrifft, so habe ich nur fingerdicke Zweige untersuchen können, deren wachsreiche Epidermis noch zum grössten Theile erhalten ist. Hier ist die Bildung sehr unregelmässig und das Phelloid stellenweise dickwandig, stellenweise dünnwandig. Wo es wohl entwickelt ist, ist ersteres der Fall und besteht dort das Phellem aus 1—4lagigem dickwandigem Phelloid, das beiderseits von 1—5 Korkzellreihen eingeschlossen wird, die ganz dünnwandig und breit tafelförmig sind. Die

Download from The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum

Phelloidzellen sind aussen mässig, innen sehr dickwandig und daselbst mit zahlreichen grossen und breiten Porencanälen versehen; das kleine, oft nur schmal spaltenförmige Lumen enthält etwas Phlobaphen-Inhalt; sie sind stark verholzt und zeigen, wie auch fast alle genannten Coniferen-Phelloide schöne Schichtung der Wandung.

So typisch es im geschilderten Falle als actives Trennungs-Phelloid entwickelt ist, so kommen doch stellenweise Bildungen vor, die sich denen der übrigen Myrtaceen nähern. In diesem Falle nimmt das Korkgewebe überhand, und das Phelloid wird dünnerwandig und einreihig.

Ich vermuthe, dass an dickeren Stämmen bei weiter vorgeschrittener Korkbildung, die eine oder andere jener Ausbildungsweisen des Phelloids zur Regel wird.

B. Das Phelloid (physiologisch).

Ich habe im letzten Abschnitte ein Gewebe (Phelloid) kennen gelehrt, das selbst nur mehr weniger stark verholzt, mitten im echten Korkgewebe eingeschlossen ist. Gerade so, wie der Kork in Folge seiner Entstehungsart eine mehr weniger ausgesprochene Schichtung zeigt, auch dort, wo er allein seine Entstehung aus dem Phellogen nimmt, erscheint auch das Phelloid immer, in mehr oder weniger vollkommener Art, schichtenweise im Korke eingelagert. Der Kork ist nun ein Gewebe, das vielleicht mehr als irgend ein anderes, das Gepräge der ihm zufallenden Function in der physiologischen Werkstätte der Pflanze trägt, und es sind eine Reihe von hervorragenden Eigenschaften, die dasselbe charakterisiren und sich selbst auf die Gestaltung der Korkzelle erstrecken. Diese Eigenschaften habe ich an einem anderen Orte dieser Abhandlung genügend hervorgehoben, und bemerke hierzu jetzt nur noch, dass wohl kein massig entwickeltes Gewebe so rein ist, d. h. so frei von fremden Elementen, die augenscheinlich mit der Hauptfunction desselben nichts zu thun haben, und in allen Fällen dieselbe beeinträchtigen müssen. Wenn nun ein solches Gewebe, von anderen aus demselben Cabium hervorgehenden Schichten mannigfach unterbrochen wird, so erscheint es als sehr wahrscheinlich, dass diese jenes in seiner Function entweder nach

Download from The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum

irgend einer Seite hin unterstützen, oder besondere Functionen haben muss. Es ist dabei nicht gesagt, dass man bei jedem beliebigen Gewebe auch die Bedeutung heterogener Elemente sofort erkennen muss, dass dies in diesem speciellen Falle möglich war, liegt in der Einfachheit der Function und der Vollkommenheit der Anpassung der Gewebe an dieselbe. Wie aus der bereits gegebenen, sofort klar in die Augen springenden Eintheilung ersichtlich ist, finden sich beim Phelloid beide soeben angedeutete Fälle, die hier strenge genommen eigentlich nicht von einander geschieden werden können. Denn offenbar müssen sich auch in jenen Korken und Rinden überhaupt, welche keine besonderen, den Kork- und Borkenabwurf beschleunigenden Gewebe besitzen, Einrichtungen finden, welche einen solchen möglich machen, wenn derselbe überhaupt statthat und es ist zweifellos, dass dann auch der Kork selbst seinen Beitrag dazu leistet. In vielen Fällen ist dieser sehr auffällig und massgebend; so z. B. bei den geschichteten Peridermen Mohl's, oder den ganz dünnwandigen Ringelborke erzeugenden Korken von *Lycium barbarum*, *Ribes*, *Rubus caesius* etc. in anderen weniger erkennbar, oder in der That fehlend (*Quercus Suber*). Ich habe diese Frage, die ein besonderes Studium verdiente, nicht weiter untersucht. Nichtsdestoweniger kann man die beiden Hauptgruppen der Massen- oder Ersatz- und der Trennungs-Phelloide gut auseinanderhalten, da, wenn auch wie eben dargethan, beide Functionen des Korkes unterstützen, diese doch von ganz verschiedener Art sind.

Was die Massenphelloide betrifft, so ist zweifellos, dass sie in Verbindung mit den eingeschalteten dünnen Korklagen dieselbe Function verrichten, wie die ebenso mächtigen, aber ganz aus Kork bestehenden Massen von *Quercus Suber* und *occidentalis*, *Acer campestre*, *Peixotoa*,[1] *Aristolochia cymbifera* etc. Ich habe schon einmal bemerkt, dass die Verkorkung der Wandungen im Allgemeinen um so stärker ist, je dünner die den Schutz gewährenden Korkschichten sind. In Folge dessen haben *Fagus*, *Salix* etc.

---

[1] Was die Art betrifft, siehe Fr. Müller, Bot Zeitung 1866; De Bary, Anatomie der Veget. Org. p. 593.

Download from The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum

ungemein stark verkorkte Korkzellen und die eben angeführten Arten mit mächtigen Korklagen schwach verkorkte. Dies ist bei den Korkeichen noch wenig auffällig, bei *Acer campestre* schon mehr; noch mehr bei *Peixotoa*, einer Malpigiaceae, und bei dem genannten Osterluzei so sehr, dass man daselbst versucht wäre, das ganze Phellemgewebe als Phelloid, Scheinkork zu erklären, wenn es nicht mit Mühe gelänge, eine schwache Verkorkung doch zu constatiren. In allen diesen Fällen ganz ausnahmslos, zeigt sich im Korke eine Differenzirung, nicht nur bezüglich der Wandstärke, sondern auch der Verkorkungsstärke. In Folge der ersteren, in Verbindung mit geringen Zellform-Veränderungen entsteht eine Schichtung, welche all und überall der Zeit der Entstehung nach eine jährliche Periode hat. Die dünnwandigen und weitlumigen und schwächer verkorkten entstehen zuerst im Jahre, die anderen, welche immer stärker verkorkt sind, später. Die stärkere Verkorkung dieser ist bei *Acer campestre* und *Peixotoa* sehr auffällig, aber bei Allen zweifellos. Geht diese Differenzirung in der Verkorkungsstärke noch weiter, so dass die zuerst gebildeten gar nicht mehr verkorken, so haben wir das Massenphelloid; zu diesem ist bei *Acer*, *Peixotoa* und *Aristolochia* nur ein kleiner Schritt. Bei *Acer campestre* finden sich unter den weitlumigen Korkzellen einzelne, ungemein schwach verkorkte, während die flachen stark verkorkt sind. Bei *Aristolochia cymbifera* gelingt es nicht, in jeder der weiten Zellen mit zweifelloser Sicherheit Suberin nachzuweisen.

Wir finden desshalb bei allen in dieser Beziehung geprüften Massenphelloiden, die Phelloidbildung zuerst im Jahre vor sich gehen, und dann erst die Korkbildung eintreten, sowie immer mehr weniger auffällige Übergänge zwischen beiden. Diese sind am auffälligsten bei *Liquidambar styraciflua* und *Ulmus suberosa*, während *Evonymus europaeus* und *Testudinaria* sehr wohl differenzirte Phelloide besitzen. Wir können auf diese Weise die Entstehung der Massenphelloide aus Korkmassen directe verfolgen. Die Art, wie diese aber vor sich geht, macht den Eindruck einer Theilung in eine Arbeit, der durch die alleinige Verkieselung der Korkzellen bei *Ulmus* und *Liquidambar* noch stärker wird. Ob hier aber wirklich eine Arbeitstheilung statthat, und welches die Arbeit oder Function der Phelloidmassen

Download from The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum

ist, mag dahin gestellt sein.[1] Sicher ist es aber, dass grosse Phelloidmassen von den Eigenschaften, wie sie in der Natur vorkommen, den Kork einigermassen zu ersetzen im Stande sind, daher mag einstweilen der Name Ersatz-Phelloid als synonym gelten. Was die Trennungs-Phelloide betrifft, die viel auffälliger und unvermittelter in Korkmassen eingeschaltet sind, so findet man bei ihnen, ihrer entschiedenen Anpassung an eine andere Function entsprechend, keine Spur von Anzeichen über ihre Entstehungsart. Doch ist es als sicher anzunehmen, dass sich die meisten von ihnen, etwa mit Ausnahme der vom *Fuchsia*-Typus, von *Philadelphus* und *Viburnum Opulus*, aus geschichteten Korken entwickelt haben. Bei *Araucaria excelsa* ist die Ähnlichkeit des Phellem-Querschnittes mit dem eines gewöhnlichen geschichteten Korkes sofort in die Augen springend.

Während aber die physiologische Bedeutung der Massenphelloide wenig klar ist, ist es bei den Trennungs-Phelloiden zweifellos, dass ihnen die durch den Namen angedeutete Function zukommt. Einzelne Fälle besonderer Anpassung sind so frappant, dass man auch in jenen Fällen, wo weniger Regelmässigkeit herrscht, über die eigentliche physiologische Bedeutung derselben nicht in Zweifel kommen kann. Zunächst lehrt die directe Beobachtung, dass zwei Hauptgruppen der Trennungs-Phelloide unterschieden werden können und müssen. Bei den einen geschieht die Spaltung des Phellems immer im Korke und sind die zugleich vorkommenden Phelloide in ganz besonderer und auffälliger Weise verdickt, mit aus reiner oder stark verholzter Cellulose bestehenden Wandungen. Dabei bilden die so beschaffenen Phelloide entweder das alleinige bei dem Vorgange der Trennung in Betracht kommende Gewebe, *Araucaria excelsa*, dünne Borkenschuppen von *Pin. sylvest.*, oder spielen hierbei eine mehr weniger hervorragende Rolle. (Die übrigen unters. Coniferen.)

Bei den anderen geschieht die Spaltung des Phellems nicht im Korke, sondern entweder durch Zerreissung der Phelloidzellen (*Boswellia papyrifera* sehr regelmässig; wenig bei *Philadelphus coronarius* und *Viburnum Opulus*) oder durch

[1] Siehe die Bemerkung über die massigen Korke, p. 88.

Download from The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum

zwischen zwei Zellreihen, entweder im Phelloid selbst (*Rubus odoratus*), oder zwischen diesem und dem Korke angelegte Trennungsebenen. (*Fuchsia*, *Myrtaceae*, *Melastomae.* sp.) Ich habe diese beiden Hauptarten von Trennungs - Phelloiden als active und passive bezeichnet und damit die Rolle, die sie bei dem in Rede stehenden Vorgange haben, gekennzeichnet. Es ist leicht, sich sehr zahlreiche Arten der Ausbildung von Trennungs-Phelloiden vorzustellen, da es ja dabei im Wesentlichen nur auf Einschaltung von nicht verkorkten Zellschichten ankommt, die Art und Weise, die Periodicität der Einschaltung aber, sowie die Gestaltungsverhältnisse der zusammensetzenden Zellen einen weiten Spielraum von Möglichkeiten der Ausbildung zulassen. Um so frappanter ist es daher, wenn wir bemerken, dass sich die 15 aufgefundenen Trennungs-Phelloide auf wenige (5) Typen reduciren, deren Repräsentanten, wo solcher mehrere vorhanden sind, eine ganz merkwürdige Übereinstimmung in der Ausbildung zeigen. Diese Typen sind: *Boswellia papyrifera*, *Viburnum Opulus*, *Callistemon*, *Rubus odoratus* und *Pinus sylvestris*.

Mit *Callistemon* stimmen *Myrtus*, *Fuchsia*, *Melaleuca*, *Heterocentron* und *Lasiandra*, mit *Pinus sylvestris*, *Taxus*, *Larix* und *Abies* in so auffälliger Weise überein, dass zu ihrer Charakterisirung die Betrachtung der Typen selbst genügt. Diese einheitliche Ausbildung bei verschiedenen Gattungen deutet mit grosser Bestimmtheit auf gemeinsame Ursachen und Bestimmung hin. Die nachfolgende kurze Betrachtung der einzelnen Typen soll zeigen, in welcher Weise bei ihnen der Bau des Phellems nicht nur geeignet ist, die Abtrennung der Kork- und Borkenschuppen zu ermöglichen, oder zu bewirken, sondern auch die eventuell im Baue selbst begründete Beeinträchtigung des Korkschutzes zu compensiren.

1. *Boswellia papyrifera.* Hier sehen wir zahlreiche mächtig verdickte Korkzelllagen mit einer einzigen Phelloidschichte abwechseln. Jene sind ausserordentlich fest, mit sehr dicker, kaum verholzter innerer Cellulose-Auskleidung. Die Suberinlamelle ist sehr dünn, so dass es kaum zweifelhaft sein kann, dass trotz derselben dieser Kork, wenn auch nur schwache hygroskopische Krümmungen auszuführen im Stande ist. Durch diese erfolgt die Zerreissung in der Phelloidschichte, welche zu

Download from The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum

diesem Vorgange und seinen Folgen ganz besonders angepasst erscheint. Denn die Seitenwände sind so dünn und spröde, dass es nicht gelingt, einen vollständigen Querschnitt durch die Zellen zu erhalten; sie sind stark verholzt. Erfolgt die Zerreissung, so wird selbstverständlich die Innenwandung frei gelegt und kommt an die Oberfläche der grossen Korkblätter zu stehen, gewissermassen die Cuticula vertretend. Dazu ist sie nun in Folge sehr starker Verkieselung und Verholzung und ihrer bedeutenden Dicke ganz besonders angepasst. Ausserdem zeigt sie vorspringende Leisten, welche auffälliger Weise im Allgemeinen so gerichtet sind, dass sie der Länge des Stammes nach verlaufen, was auch mit ihrer temporären Function in Beziehung stehen mag.

2. *Viburnum Opulus (*und *Philadelphus coronarius).* Dieser Typus ist dadurch charakterisirt, dass 1—2 (selten bei *Viburnum* 3) Phelloidzellschichten mit 1—3 Korkzellschichten wechseln. Vom fertigen Zustande abgesehen, hat aber *Philad.* mit *Vib.* nichts zu thun. In beiden Fällen ist die Einrichtung ziemlich unvollkommen; die Korkzellen sind dünnwandig und nicht weiter ausgezeichnet. Die Phelloidschichten sind schwächer *(Vib.)* oder stärker *(Phil.)* verholzt und zeigen bei letzterer Pflanze an der Innenseite manchmal kleine Intercellularräume. Die Trennung erfolgt bei *Viburnum* meistens durch Zerreissung, bei *Philadelphus* stellenweise auch durch Ablösung an der Innenseite der Phelloidzellen vor. Bei *Philadelphus* wird die Abtrennung durch die in den korkreichen Borkenstücken eingeschlossenen Rindenparenchym- und Bastmassen bewirkt; bei *Viburnum* wohl hauptsächlich durch die äusseren Phelloidmassen selbst, die vertrocknen, während in den inneren Zerreissung erfolgt.

3. *Rubus odoratus* hat einen Phellem-Typus, dessen Eigenartigkeit darin besteht, dass auf je 2 Schichten dünnerwandiger Phelloidzellen, je eine dickwandige Korkzellenreihe kommt. Die Trennung erfolgt mitten im Phelloid, wenn regelmässig, so ohne Zerreissung. Auf diese Weise entstehen Korkblätter, die aus drei Zellschichten bestehen, wovon nur die mittlere Kork ist. Die Trennung geschieht schon durch das blosse Abtrocknen der von einander sehr unabhängigen Korkblätter in Verbindung mit dem Dickenwachsthum des Stammes und der vorgebildeten Trennungsebene.

Download from The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum

4. *Callistemon* repräsentirt einen sehr ausgezeichneten und verbreiteten Typus (Fig. 23). Wo er wohl entwickelt ist, wechseln je eine Zelllage Kork und Phelloid mit einander ab. Dabei ist jede Korkzelllage mit der folgenden Phelloidlage fest verbunden, während sie mit der ausserhalb ihr liegenden nur in lockerem Zusammenhange steht, so dass das ganze Phellem in Lamellen zerfällt, die aus 2 Zellschichten bestehen und von einander durch längsverlaufende Intercellularräume getrennt sind. Diese zeichnen die Trennungsebenen vor. Da sie aber, mitten im Phellengewebe verlaufend, offenbar der abschliessenden Wirkung des Korkgewebes entgegenarbeiten, so besitzen die radialen Korkzellwände, die ihnen entsprechen, ganz besonders dünne oder stellenweise verkorkte Mittellamellen und entweder eine etwas grössere Dicke, als die tangentialen (*Fuchsia*, *Melastomaceae* sp.) oder ganz eigenartige, sonst nicht wiederkehrende Verdickungen der Suberinlamelle (*Myrtaceae* sp.). Die Trennung geschieht durch das Borkenparenchym überhaupt, wo solches vorhanden. Nicht selten geschieht indess auch Zerreissung, aber immer im Phelloid.

5. *Pinus sylvestris* und *Araucaria excelsa* repräsentiren die activen Trennungs-Phelloide, die mit einander sämmtlich sehr übereinstimmen. Es bestehen dieselben immer aus mehrschichtigen, sehr dickwandigen Phelloidlagen, und damit abwechselnden, ganz dünnwandigen, stark verkorkten 3—10 Korkzelllagen, durch deren Zerreissung die Trennung erfolgt, welche entweder nur durch die Phelloidschichten (*Araucaria*, *Pinus sylvestris* stellenweise), oder mit Beihilfe des Borkenparenchyms geschieht, wie bei älterer Borke meist.

Ich habe in den über das Phelloid gemachten Bemerkungen die teleologische Seite so sehr in den Vordergrund gestellt, dass ich jetzt bemerken muss, diess nur aus Gründen der einfachen und fasslichen Darstellung gethan zu haben. Wie ich über die Entstehung des Phelloides denke, habe ich bereits bemerkt. Den Weg zu diesbezüglichen Vorstellungen überhaupt, hat Darwin in genügender Weise geebnet, so dass ich mich, da, von den Massenphelloiden abgesehen, nähere Anhaltspunkte ohnedies fehlen, nicht weiter darauf einzulassen brauche.

Download from The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum

ANHANG.

Über den Birkenkork.

Bei Gelegenheit des mikrochemischen Studiums des Baues der Korkzellwand beim Birkenkorke, wurde ich auf einige andere Eigenthümlichkeiten desselben aufmerksam, die mich veranlassen, über ihn speciell einige Worte zu sagen.

Ich will zunächst eine zusammenhängende Darstellung meiner eigenen Beobachtungen geben, um erst am Schlusse die sich auf bestimmte Punkte bezüglichen Literaturnotizen in Form von Anmerkungen zu machen.

Die Frage, welche Eigenschaften die Peridermzelle eines Baumes bezüglich ihrer Gestalt, ihres Inhaltes, ihrer Wandung etc. besitzt, ist in den meisten Fällen nicht mit wenigen Worten zu beantworten. Die Ursache davon liegt darin, dass alle diese Eigenschaften nicht nur von den Zweigspitzen bis zum Stammgrunde wechseln, sondern auch an einer und derselben Stelle von aussen nach innen. Abgesehen davon, dass das Korkcambium selbst die Gestalt seiner Zellen in Folge der Zerrung beim Dickenwachsthume des Stammes und Zweiges, ändert, bildet es auch nach aussen häufig Korkzellen, ganz verschieden in Gestalt und Inhalt successive aus und immer ist die äusserste Korkzelllage, als Theil der Urmutterzelle verschieden von den nächstfolgenden, diese meist auch mehr weniger von den folgenden, und oft erst in späten Stadien werden entweder alle Korkzellen gleich, oder stellt sich eine regelmässige Periodicität ein.

Eine schöne Illustration zu dem Gesagten bildet der Birkenkork und ich gehe um so lieber zu einer ausführlicheren Darstellung desselben über, wie man vielleicht an diesem Orte erwarten dürfte, als dieses so bekannte Object in mehr als einer Beziehung zu den am meisten missverstandenen gehört, wie bald klar werden wird.

Ich bemerke indessen sofort, dass ich mich im Folgenden nur auf den fertigen Zustand des Korkgewebes einzulassen gedenke: Die Entwicklungsgeschichte hat Sanio erschöpfend

Download from The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum

dargestellt und die Lentizellen, die hier noch manches Unklare bieten, habe ich nicht näher untersucht.

Im obersten Internodium einjähriger Zweige liegen unter der Epidermis 2—3 Reihen dünnwandiger, wie die Epidermis mit rothbraunem Inhalte versehene Korkzellen und 5—7 dickerwandiger, farbloser und tafelförmiger; von aussen gesehen sind dieselben isodiametrisch; sie zeigen (im April des zweiten Jahres) noch keinerlei Querstreckung, sondern sind eher etwas länger wie breit. Im Beginne des zweiten Jahres beginnt die Epidermis abgestossen zu werden. An zweijährigen Zweigen ist die Epidermis nur mehr an der der Wetterseite abgewendeten Seite in Form eines grauen Streifens vorhanden und lässt der Kork deutlich zwei Schichten erkennen: In jeder der Schichten, welche den beiden Jahren entsprechen, nimmt die Zellwanddicke nach innen zu, wodurch eine scharfe Grenze beider zu Stande kommt. Nun sind die äussersten, braunen Korkzellen des ersten Jahres, schon 4—6mal breiter wie hoch und die inneren kaum gestreckt, während die des zweiten Jahres, sowie des Phellogens, keine Streckung aufweisen.

Wo die Epidermis noch erhalten ist, zeigt die Korklage des ersten Jahres noch fast genau dieselben Eigenschaften, die sie im Jahre ihrer Entstehung hatte; wo aber jene schon abgestossen ist, da ist die Bräunung der Inhalte weiter nach innen fortgeschritten, während die äussersten Zelllagen verloren gingen: Wodurch die Schichtung wieder undeutlich wird. Die Korklage des zweiten Jahres ist 10—12schichtig; die äusseren, erstgebildeten Lagen sind dünnwandig, weitlumig, während die inneren nur spaltenförmige Lumina besitzen.

Viel unklarer sind schon dreijährige Zweige; denn die Bildung des ersten Jahres ist schon zum grössten Theile verschwunden: Ein dünnes, farbloses Häutchen, ohne Andeutung der Lumina, ist der letzte Rest davon. Die Schichte des zweiten Jahres ist nun schon fast ganz gebräunt und zeigt sich zugleich gänzlich verändert; sie hat nun nämlich in allen ihren Zelllagen fast gleiche Zellwanddicke, was aber nicht auf ein Dickerwerden der dünnen, sondern auf ein Dünnerwerden der dicken Zellwände in Folge des Dickenwachsthumes von Holz und Rinde zurückzuführen ist; der im Gefolge dieser entstehenden Querspannung

Download from The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum

können die dünnwandigen Korkzellen vermöge ihres radial breiteren Lumens ohne Zerrung ihrer Wandung unter Zusammendrückung leicht folgen, während die mit spaltenförmigem Lumen versehenen dickwandigen eine Dehnung ihrer Wandung erleiden. So kommt eine Ausgleichung der ursprünglichen Verschiedenheiten von äusseren und inneren Korklagen und das Undeutlichwerden der Schichtung zu Stande. Die jüngste Korklage des dritten Jahres ist ganz scharf von der des zweiten geschieden.

Wo aber stellenweise noch am dreijährigen Zweige die Epidermis erhalten ist, in Form von silberglänzenden Schüppchen, da überzeugt man sich leicht von der Gegenwart von 3 Jahresbildungen, die aber in Folge der angeführten Ursachen keine deutliche Schichtung verursachen: Der Anlage nach indess ganz scharf ausgeprägt ist.

Geht man in der Untersuchung weiter, so findet man ganz Ähnliches bei 4-, 5- und 6jährigen Zweigen. Gewöhnlich sind nur 3—4 Jahresbildungen mehr weniger erhalten und alle mit Ausnahme der jüngsten mit rothbraunen Zellinhalten. An 7jährigen Zweigen fand ich 4—5 Jahreslagen erhalten, von welchen jedoch auch nur die innerste deutlich abgegrenzt und farblos war. Diese zeigte aber schon eine deutlichere Differenzirung der äusseren von den inneren Schichten eines Jahres. Während nämlich bisher die Dicke der Wandung von aussen nach innen ganz allmälig zunahm, zeigt sich im 7. Jahresringe die äusserste Korkzelllage bedeutend dünnwandiger als die folgenden und während bei 2—6jährigen Korken die Schichtung nur dadurch zu Stande kommt, dass die aufeinander folgenden Jahresbildungen scharf von einander geschieden sind, stellt sich mit dem 7. Jahre eine deutlichere Differenzirung jedes Jahresringes in eine äussere, ältere ganz dünnwandige und innere dickwandige Partie ein.[1]

Nun wird die bleibende Schichtung immer deutlicher, indem die Anzahl der dünnwandigen Schichten zunimmt und die der derben ab. In Folge des weiteren Dickenwachsthumes des Zweiges werden aber selbstverständlich alle dünnwandigen Zellen zusammengepresst und der Zweig nimmt eine braune Färbung an, die nämlich der braunen Zellinhalte der abgestorbenen Korklagen. Diese Zusammenpressung ist eine noth-

Download from The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum

wendige Erscheinung, die nicht nur hier, sondern bei allen Korken mehr oder minder stark eintritt. Bei Zweigen und Ästen überall dort, wo dieselben braun erscheinen, ist dieselbe in der That auch sichtbar; untersucht man jedoch solche Äste und Stammtheile, welche bereits weiss erscheinen, so findet man, wenn man zum Präparate Alkohol zusetzt, die dünnwandigen Erstlingsbildungen jedes Jahres in keiner Weise zusammengepresst; sie führen scheinbar nur Luft und sehr geringe Quantitäten körniger in Alkohol unlöslicher Massen.

Wie auffällig dieser Umstand ist, darauf ist bisher Niemand aufmerksam geworden. Die Fragen, wie es denn möglich sei, dass jene zahlreichen, dünnwandigen Lagen augenscheinlich weicher Zellen nicht zusammengepresst werden, durch die enorme Rindenspannung? ferner, warum am Stamme so sehr zahlreiche Korklagen erhalten bleiben, trotz der grösseren Dünnwandigkeit ihrer Elemente, während an dünnen Zweigen höchstens 4—5 Jahreslagen erhalten bleiben? wurden bisher nicht gestellt, so zwingend dieselben auch sind. Die Antwort auf dieselben liegt in der Thatsache, dass jene dünnwandigen Korkzellen nicht leer, sondern ganz prall und dicht mit feinen Betulinkörnchen erfüllt sind, die in Alkohol löslich sind und sowohl verhindern, dass der ältere Birkenkork zusammengedrückt wird, als auch die kreidigweisse Färbung desselben bedingen. Sie sind es auch, welche den Stamm eigentlich schützen und die Erhaltung so zahlreicher Jahreslagen ermöglichen.

Ich werde zuerst den älteren Stammkork näher beschreiben und dann auf einige Erscheinungen an jüngerem Stamm- und Astkork übergehen.

Der erstere besteht bekanntlich aus abwechselnden Schichten von meist nur 2—3 Lagen dickwandigen, flachtafelförmigen und 10—12 Reihen von ganz dünnwandigen Zellen. Die ersteren gehen nach aussen ganz allmälig in die dünnwandigen über, während sie nach innen immer dicker werden und die Innerste jeder Lage grenzt unmittelbar an die dünnste der dünnwandigen Lagen. Untersucht man ferner den Kork während der Winterruhe, so findet man, dass derselbe immer mit einer dickwandigen Lage an das Phellogen grenzt. Diese beiden Thatsachen in Verbindung mit dem über die Korkbildung der Zweige Gesagten

Download from The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum

wo wir genau dasselbe, nur mit durch den Mangel des Betulins und auffälliger Schichtung bedingten Modificationen, sahen, lehren auf's Evidenteste, dass die Schichtung eine einjährige Periodicität hat. Es sind daher die Schichten im Birkenkork in der That Jahresringe; jedes Jahr werden zuerst eine Anzahl von Lagen ganz dünnwandiger Zellen und dann wenige dickwandige gebildet.[2] Ob aber die Schichtung Folge der Spannungszunahme in der Rinde ist, die sich im Gefolge des Dickenwachsthumes des Stammes im Laufe des Sommers einstellt, um sich im Winter wieder auszugleichen, weiss ich nicht.

Die Trennung der Korkblätter geschieht immer in der unmittelbar unter der dickwandigsten Korkzellenlage befindlichen äussersten dünnwandigen, die etwas geringeren Inhalt als die folgenden führt.[3] Dadurch werden gerade die dünnwandigen Lagen unmittelbar an die Oberfläche des Stammes gebracht; sie sind es daher, welche zunächst den Stamm zu schützen haben und thun dies ausgiebiger, als es gewöhnlicher dickwandiger Kork im Stande wäre und nur durch Vermittlung ihres Betulingehaltes.[1] Das Betulin ist in Wasser ganz unlöslich. Es liegt an der Korkoberfläche in Form eines feinen, kreidigen Überzuges offen zu Tage, welcher das eigenthümliche rauhe Anfühlen derselben bewirkt.

Dieser Überzug haftet aber ziemlich fest, und wird durch Regen nicht leicht herunter gewaschen. Er verhindert auch das Eindringen von Pilzfäden in den Kork, sowie das dauernde Festsetzen von Organismen und Körperchen irgend welcher Art, denn er wird von innen her fortwährend ersetzt und aussen nach und nach abgerieben etc. Das Ersetzen geschieht aber folgendermassen. Die erste Schichte wird unmittelbar aus den Inhalten der durch die zuletzt erfolgte Abtrennung eines Korkblattes zerrissenen Zellen gebildet. Unter diesen liegen noch 10 und mehr Lagen mit Betulin dicht erfüllter dünnwandiger Korkzellen, welche in Folge der tangentialen Zerrung allmälig zerrissen werden und ihren mehligen Inhalt ausstreuen; dieses Entleeren schreitet von aussen nach innen andauernd fort und jene Blätter, welche zum Theile abgelöst sind, enthalten fast kein Betulin mehr. An ihnen kann man die zahlreichen mikroskopischen Längsrisse der Zellen studiren, durch welche das Ausstreuen


BIOLOGICAL LABORATORY WOODS HOLE LIBRARY

Download from The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum

des Betulins geschah. Die allmälige Entleerung hat aber auch die Ablösung der Blätter im Gefolge, da sich die früher prall gefüllten elastischen Korkzellen selbstverständlich zusammenziehen und so zur Ablösung der verdickten Korklagen beitragen.

Letztere sind daher am mechanischen Schutze des Baumes nur nebensächlich betheiligt, da sie erst dann an die Oberfläche treten, wenn sie zur Ablösung kommen. Hingegen sind sie es vorzugsweise, welche stark verkorkt sind und als solche ihre physiologische Function haben. Das Betulin schützt in der angegebenen Weise so ausgiebig, dass sehr zahlreiche Jahreslagen des Kork erhalten bleiben; während an Stellen, wo es fehlt, jeder Jahresring des Korkes nur 3—5 Jahre erhalten bleibt, dient ein an Betulinreicher selbst 20—30 Jahre lang.

Jetzt brauche ich kaum mehr zu zeigen, dass vom Betulingehalte auch die weisse Färbung des Birkenkorkes herrührt, in derselben Weise, wie die des Mehlkörpers eines Getreidekornes von den rundlichen, den Raum nicht völlig ausfüllenden Stärkekörnern.[5] Am Querschnitte zeigt sich der Birkenkork mehlig, die betulinfreien Zonen erscheinen als bräunliche Streifen. Zieht man aus dicken Korkschichten das Betulin durch längere Einwirkung von absolutem Alkohol aus, so erscheinen dieselben von aussen gesehen röthlichgrau bis helllederbraun, aber nie weiss. Nach Gauthier verliert dabei der Kork an den Alkohol 63 Procent, welche der Hauptsache nach aus Betulin besteht. Die leichte Löslichkeit in Alkohol ist auch die Ursache, warum der Stoff bisher fast gänzlich von den Botanikern übersehen wurde. Mit Wasser behandelt zeigt auch der dünnste Querschnitt gar nichts, wegen der ungemein dichten Erfüllung der Zellen mit dem in Rede stehenden Körper und im Momente, wo man Alkohol hinzusetzt und man thut dieses in der Regel schon vorher — ist auch schon sämmtliches Betulin gelöst, und bleiben nur sehr geringe Quantitäten feinkörniger Massen zurück.

Die Zeit des Auftretens des Betulins ist für verschiedene Theile der Pflanze sehr verschieden. Während es am Stamme, wie es scheint schon im ersten Jahre in geringen Qantitäten auftritt, sicher aber im zweiten, tritt es an den dickeren Ästen erst später auf und an Zweigen überhaupt gar nicht. An Stamm und Ästen verhalten sich auch nicht alle Seiten gleichartig, indem der

Download from The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum

genannte Stoff zuerst an jener Seite zum Vorschein kommt, an welcher Rinde und Holze überhaupt gefördert sind. Daher kann man am Stamme junger Birken, sowie gewissen Theilen älterer eine braune und eine weisse Seite unterscheiden. Diese ist immer die auch in anderer Beziehung geförderte.

In Korkzellen, wo das Betulin in nur geringer Quantität enthalten ist, bildet es einen dickeren oder dünneren körnig-krystallinischen Überzug auf der Innenseite der Wandungen. Je älter der Kork desto dicker dieser Überzug, bis schliesslich das ganze Lumen von Betulin eingenommen ist.

Die Korkzellen, in denen das Betulin zuerst auftritt, behalten aber nur kurze Zeit die die ganze Wandung gleichmässig überziehende Betulinkruste. Denn diese hängt der Wandung fest an und wird in Folge dessen schon in dem auf das Jahr der Entstehung folgenden in Querstreifen zerrissen, die anfänglich, wie Figur 17 zeigt, durch schmale Spalten von einander getrennt sind, später immer mehr auseinanderrücken und so Bilder wie Fig. 16 liefern. Auf diese Weise wird die Zellwand in betulinfreie und überzogene ringförmige Partienzerlegt. Sowohl die einen, als die andern entsprechen in den neben einander liegenden Zellen einander einigermassen, so dass grössere Flächenstücke unter dem Mikroskope bei schwacher Vergrösserung mit schmalen dunklen und hellen Längsstreifen, welche die quergestreckten Korkzellen kreuzen, versehen sind.

Vergleicht man beide diesbezügliche Figuren, die verschiedenen Lagen einer und derselben Stelle entsprachen, genauer mit einander, so erkennt man auch leicht sowohl die Veränderungen in der Gestalt als in der Wanddicke, welche die tangentiale Streckung verursacht. Man könnte glauben, dass die eigenthümliche Zerreissung des Betulinüberzuges ein Beweis dafür ist, dass sich die Wandung bei der queren Zerrung zonenweise verschieden verhält, d. h. dehnbarer und fester ist. Das ist aber nicht so, denn die dünnwandigen Betulinzellen sind in radialer Richtung stark zusammengepresst und muss daher der spröde Inhalt, welcher zwischen den aneinander gepressten Wandungen eingeklemmt ist, auch dann zerreissen, wenn sich diese gleichmässig dehnen.

Nichtsdestoweniger ist es sehr wahrscheinlich, dass sich die Korkwandungen in gewissen longitudinalen Abschnitten

Download from The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum

stärker als in andern dehnt und diese Abschnitte einigermassen vorgebildet sind. Darauf deuten Thatsachen hin, die im Abschnitte p. 89 zur Sprache kamen und beim Birkenkorke nur schwachen Ausdruck finden.

Bei zunehmender Betulinmenge nimmt die Erscheinung der Bänderbildung wieder an Deutlichkeit ab; sie verschwindet gänzlich, wenn das Lumen ganz dicht mit dem Körper ausgefüllt ist: Dies alles wegen des auf dem Korke lastenden Druckes in radialer Richtung.

Zusammenfassung.

In dem im Vorstehenden über den Birkenkork Gesagten, ist Folgendes festgestellt worden.

1. Jedes Jahr werden vom Phellogen erst dünnwandige und dann dickwandige Korkzellen entwickelt, und findet überall vom ersten Jahre an eine Jahresringbildung statt, die bei Zweigen wegen der Rindenspannung kaum zum Ausdrucke kommt, während sie am Stamme wegen des Auftretens des Betulins schon von Anfang an da ist.
2. Dieses tritt im Stammkorke schon im 1.—2. Jahre auf, bei den ersten Verzweigungen später und an den weiteren gar nicht mehr.
3. Das Betulin hat für die Birke eine grosse physiologisch-mechanische Bedeutung; denn
   a) es ist ein sehr ausgiebiges Schutzmittel gegen Parasiten und Epiphyten;
   b) es ist gegen äussere Einflüsse sehr widerstandsfähig, daher so viel Korklagen am Stamme erhalten bleiben, während an den Zweigen nur 3—5.
4. Bewirkt dasselbe die weisse Farbe des Birkenkorkes und verhindert die Zusammenpressung des Korkes am Stamme.

Literatur-Bemerkungen.

1. Nach Sanio[1] sind die Bildungen der ersten Jahre sich einander durchaus gleich und gleichmässig mit braunem Inhalte erfüllt. Nach Mohl[2] soll erst vom 8.—10. Jahre an eine

[1] Pringsheim, I. 83.
[2] Verm. Schriften, p. 221.

Download from The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum

abwechselnde Bildung von dicken und dünnen Korkzellen beginnen. Nach Merklin[1] finden sich noch manchmal bis ins sechste Jahr Spuren der Epidermis und haben 2—6-jährige Stämme oder Zweige ausschliesslich dickwandige braune Zellen.

2. Mohl spricht von 50 Korkblättern an einem 20jährigen Birkenstamme. Hartig[2] nimmt Jahresringe an; p. 306 lässt er jeden aus einer äusseren derbwandigen und inneren grosszelligen Lage bestehen; p. 326 spricht er jedoch das Entgegengesetzte aus. Sanio fand Jahresringbildung; nach ihm ist die jüngere Bildung jedes Jahres dickwandig. Merklin sagt, dass die Zahl der Schichten des Lederkorkes die der Jahresringe meist sehr bedeutend übertrifft, und dabei auch kein Multiplum der Anzahl dieser ist. An alten Stämmen gerathe die Korkbildung ins Stocken, während die Holzbildung noch fortdauere.
3. Sanio: „Die mit einander abwechselnden Schichten festerer und zerbrechlicher Zellen bewirken das schichtenweise Abblättern."
4. Mit Ausnahme von Prof. Wiesner[3] haben sämmtliche Botaniker den Betulininhalt übersehen. Dieser sagt: „Da sich der Zellinhalt in Alkohol löst, so ist nicht zu bezweifeln, dass er ganz oder vorwiegend aus Betulin (Birkenharz) besteht". Sanio sagt, dass in späteren Jahren alle Korkzellen Luft führen, die dünnwandigen aber nebstbei auch körnige Stoffe. Mohl, Stahl u. s. w. drücken sich ähnlich aus. Merklin[4] hält die „kirschrothe harzige Substanz" der dickwandigen Zellen für das Material der Birkentheergewinnung und schreibt den dünnwandigen einen „fein granulösen hellbräunlichen" Stoff zu; womit, wie auch die Abbildungen zeigen, die nach Behandlung mit Alkohol restirenden, bräunlichen Körnchen gemeint sind.

Chemischerseits wurde die Birkenrinde vielfach untersucht. Lowitz, John, Hünefeld, Gauthier, Hofstetter,

---

[1] Mélanges biologiques, S. Petersburg. IV. (1865), p. 565, 567.
[2] Vollständ. Naturgesch. der forstl. Culturpfl. 1852, p. 306 und 326.
[3] Rohstoffe, p. 493.
[4] L. c. 585.

Download from The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum

und Stähelin, Hess, Owen Mason u. A. untersuchten sie. Da sie aber bei der Analyse die einzelnen Gewebe nicht von einander trennten, so fanden sie meist nur Spuren von Betulin, manche gar nichts, Hünefeld 11—12 Procent. Nur Gauthier,[1] der wieder vom Betulin nichts wusste, studirte den Kork für sich; er sah die pulverige Substanz, welche denselben bedeckt und die rauhe Oberfläche bewirkt und fand 63 Procent des Gewichtes durch Alkohol ausziehbar, von welchen er 46·5 Procent als résine erklärte. Siehe auch Husemann, Pflanzenstoffe p. 1017; Rochleder, Phytochemie, p. 207 und 348 und Gmelin, Handbuch der Chemie, V. 78.

5. Der Lufthaltigkeit der dünnwandigen Korkzellen wurde bisher die weisse Färbung zugeschrieben. So z. B. Sanio, l. c. 83. Nach Merklin (l. c. 568) ist die weisse Färbung nicht allein auf Kosten der dünnwandigen Zellen zu setzen, sondern hat auch seinen Grund in einer chemischen Veränderung der harzigen Substanz der dickwandigen Korkzellen, sowie in dem periodischen Zuwachs derselben (?).

III. Nichtphellogene verkorkte Gewebe.

1. Die Endodermen.

A. Untersuchung der Endodermis - Zellwand.

Bevor ich zur eigentlichen Aufgabe dieses Abschnittes übergehe, muss ich auseinandersetzen, was ich unter dem Namen Endodermis verstehe.

Derselbe wurde von Oudemans in seiner Arbeit „Über den Sitz der Oberhaut bei den Luftwurzeln der Orchideen"[2] für die eigenthümliche unmittelbar unter der Wurzelhülle gelegene, einfache, der Auflösung in Schwefelsäure widerstehende Zellschichte zum ersten Male angewendet. De Bary adoptirte ihn, erweiterte aber seine Bedeutung; er bezeichnete mit diesem Namen ganz allgemein einfache Zellschichten mit bestimmten

[1] Analyse de l'épiderme du Bouleau 1827. Journ. de Pharmacie, XIII. 545.

[2] Abh. der math. nat. Cl. der k. Acad. der W. zu Amsterdam, 1861.

Download from The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum

Eigenschaften, welche die Rolle von Grenzschichten gewisser Gewebe gegen anstossende anderer Art spielen. Die Eigenschaften, durch welche diese De Bary'sche Endodermis ausgezeichnet sind, bestehen in der Widerstandsfähigkeit gegen Schwefelsäure, in dem engen lückenfreien Aneinanderschluss der Zellelemente, der radialen Stellung der Seitenwände der Zellen und häufigem Gewelltsein aller nicht tangentialen Wandungen. Der De Bary'sche Endodermis-Begriff ist, wie man sieht, ein rein histologischer. Es ist daher völlig gleichgiltig, wo sich eine so beschaffene Zellschichte findet: Immer wird sie den Namen Endodermis erhalten können. Es gehört daher hieher nicht nur Caspary's Schutzscheide in Stamm und Wurzel, sondern auch die Endodermis der Luftwurzeln. Ferner das meiste dessen, was von Sachs, Sanio, Schacht und Falkenberg mit verschiedenen Schutzscheide meist synonimen Namen belegt wurde. (Strangscheiden, Gefässbündelscheiden, verholzter Verdickungsring, Rindenscheiden etc.)

Ich will nun vorläufig bemerken, dass ich gefunden habe, dass alle diese Scheiden etc. soweit sie Schwefelsäure widerstehen, verkorkt sind, und überhaupt ihre Wandungen ganz den Bau der Korkzellwandungen haben. Dies werde ich noch im Verlaufe dieses Aufsatzes beweisen, sowie auch allen Jenen, die der Meinung sind, es wäre die Verkorkung derselben schon längst bekannt, zeigen, dass dies nicht so ist.

Wenn nun die Wände der Endodermis-Zellen in der That verkorkt sind, so muss in diesem Umstande, mit dem der Mangel an Intercellularräumen im innigsten Zusammenhange steht, offenbar die Haupteigenthümlichkeit, die massgebendste Eigenschaft gesucht und anerkannt werden. Wenn der Endodermis überhaupt eine besondere physiologische Function zukommt, so hängt diese gewiss mit dieser Verkorkung zusammen, und es ist sehr wahrscheinlich, dass auch die Wellung der radialen Wandungen damit in Beziehung steht, was daraus hervorgeht, dass die Verkorkung derselben stärker ist und auch früher beginnt, als die der tangentialen Wände. Es kann daher nach Sicherstellung der Verkorkung auf die Wellung und gewisse Formeigenthümlichkeiten gar kein Werth gelegt werden, und war die Auffindung von einfachen verkorkten Zellschichten, die mit

Download from The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum

der Endodermis im De Bary'schen Sinne abgesehen von der Widerstandsfähigkeit keine weiteren gemeinsamen Merkmale aufweisen, mit Sicherheit zu gewärtigen.

Ich habe in der That, durch verschiedene Angaben und Figuren bei Oudemans, Caspary und Nicolai aufmerksam gemacht, solche Schichten gefunden, welche den gesagten Erwartungen entsprachen und werde im nächsten Aufsatze über sie Näheres anführen.

Mit diesen Auffindungen war aber auch die Nothwendigkeit herangetreten, die Bedeutung des Namens Endodermis noch mehr zu verallgemeinern, als dies nicht schon De Bary gethan hatte. Was bei der nunmehr gebotenen Definition massgebend ist, geht aus dem Gesagten hervor.

Ich werde daher in diesem und dem folgenden Aufsatze unter Endodermen einfache, aus lückenlos zusammenschliessenden lebenden Zellen bestehende Schichten verstehen, deren Wandungen den Bau der Korkzellwände aufweisen. Dabei kann es vorkommen, dass einzelne Zellen oder Zellstreifen nicht verkorkt sind.

Dies ist die einzige, den jetzigen Kenntnissen entsprechende Definition, jede Einschränkung des Begriffes würde histologisch und anatomisch Zusammengehöriges trennen.

Nach dem, was ich über das Korkgewebe und die Suberin-Reactionen gesagt habe, dürfte es überflüssig scheinen, darüber noch Worte zu verlieren, dass bisher die Verkorkung der Endodermis in dem eben gegebenen Sinne, wohin also auch die Schutzscheide (Caspary) gehört, in keiner Weise festgestellt worden ist, ja wegen des Mangels von mikrochemischen Reactionen auf Korkstoff gar nicht festgestellt werden konnte. Wenn ich dies nichtsdestoweniger thue, so geschieht es desshalb, weil es eine, wie es scheint, ziemlich verbreitete Meinung ist, dass die Verkorkung der Schutzscheide ein in Deutschland seit längerer Zeit allgemein bekanntes Factum ist. In erster Linie ist es Caspary, der die Verkorkung seiner Schutzscheide als hinlänglich festgestellt erachtet.[1] Derselbe drückte sich zwar nicht überall ganz bestimmt aus, indem er meistens neben die Worte verkorkt, Verkorkung in Klammern verholzt, respective

---

[1] Bot. Ztg. 1877, p. 189.

Download from The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum

Verholzung setzte. Indessen dort, wo es ihm galt, den Namen „Schutzscheide" dem wohlbedachten Sachs'schen Einwurfe gegenüber zu vertheidigen, überhob er sich dieser in der Geschichte der Schutzscheide begründeten Vorsicht und sagt: „Da nun die Schutzscheide verkorkt oder cuticularisirt ist, was hinlänglich festgestellt ist...". Es dürfte indess Niemand besser wie Caspary wissen, dass dies nicht so ist, vorausgesetzt, dass ich seine Worte richtig auffasse, und er unter dem Wörtchen „hinlänglich" das versteht, was er darunter verstehen muss, wenn nicht seine Behauptung in Nichts zerfliessen soll. Derselbe sagte nun in seinen „Bemerkungen über die Schutzscheide etc." [1] p. 113: Die Frage, ist die ausgebildete durch Jod und Schwefelsäure braun gefärbte, der concentrirten Schwefelsäure widerstehende primäre Zellwand der Schutzscheide.... als verholzt oder als verkorkt .... zu bezeichnen? ist zur Zeit weder bei *Charlwoodia rubra* noch anderwegen (?) zu beantworten. Die chemischen Eigenschaften des Korkes sind bisher so mangelhaft untersucht und die „substance incrustante" von Payen ist so gänzlich im Dunkeln... dass Holzstoff und Korkstoff noch kein klares Verhältniss zu einander haben und mikrochemisch nicht sicher unterschieden werden können. ..... Der Kürze der Bezeichnung halber werde ich dem Gebrauche gemäss die primäre Wand auch im Folgenden verholzt nennen, obgleich ich damit die Frage, ob in ihr Holzstoff oder Korkstoff, oder sonst ein Stoff abgelagert sei, in keiner Weise beantworte". Was aber damals — Mai 1864 — galt, galt noch anfangs 1877, da in dieser Zeit die Lösung der Frage eher zurück, denn vorgeschritten ist. Da seither weder Caspary noch Pfitzer, Nicolai etc. irgend etwas Neues über die chemischen Eigenschaften der Schutzscheide gebracht haben, so ist jene Behauptung des erstgenannten Autors nicht stichhältig. Suchen wir in der That bei anderen Autoren Diesbezügliches nach, so finden wir nirgend etwas von einem Nachweise von Verkorkung. In erster Linie sagt Sachs [2] von seinen Strangscheiden „Die Wandung dieser Zellen ist meist dünn, aber verholzt oder sonstwie verändert. .." Von seiner Stärkeschichte sagt er, dass sie concentrirte Schwefelsäure

[1] Pringsh. Jahrb. IV, p. 113.

[2] Lehrbuch, III. Aufl., p. 109.

Download from The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum

lange widerstehe.[1] Sanio[2] führt nichts Mikrochemisches an, vermuthet aber, dem optischen Verhalten nach, eher Verkorkung als Verholzung. Schacht nannte seinen Verdickungsring verholzt. Pfitzer[3] erwähnt bei seinen Equiseten-Schutzscheiden die Widerstandsfähigkeit gegen Schwefelsäure u. s. w.

Van Tieghem[4] sagt von den Zellen der Endodermis von *Tagetes patula*: „Par les progrès de l'âge, leur paroit, qui demeure mince acquiert souvent des reflets irisés analogues à ceux qui charactérisent les assises subéreuses". Auch Vesque[5] urtheilt nur nach Analogien, die er anführt. Von Reactionen ist, abgesehen von Chlorzinkjod und schwefelsaurem Anilin, keine Rede. Er erschliesst die Verkorkung aus dem optischen Verhalten, der Wellung und dem später oft eintretenden Absterben der primären Rinde. Aus allen Diesem ist zu ersehen, dass zwar ziemlich allgemein die Verkorkung der Zellen der Schutzscheide vermuthet wird, indess nirgend von einem Beweise die Rede ist.

Dieser soll nun im Folgenden geliefert werden, und zwar sowohl für die Stamm- als auch die Wurzel-Endodermis.

Wenn man einen Querschnitt durch ein noch grünes Internodium von *Centradenia grandifolia* mit concentrirter Schwefelsäure behandelt, so werden fast alle Zellwände entweder stark gequollen oder gelöst. Eine Ausnahme davon machen nur die Cuticula, die Endodermis, jene Krystallzellen, welche ausserhalb dieser liegen und an selbe unmittelbar angrenzen, einzelne Krystallzellen des Markes und die Mittellamellen des Holzkörpers. Erwärmt man aber mit Schulze'schem Gemische, so werden diese gelöst, während alles übrige oben erwähnte scharf hervortritt. Dieses Verhalten documentirt einen Unterschied der Holzmittellamellen von den anderen in Schwefelsäure unlöslichen Membranen und dieser Unterschied besteht, wie aus Folgendem hervorgehen wird, darin, dass erstere stark verholzt sind und letztere eine verkorkte Lamelle besitzen. Erwärmt man mit

---

[1] Bot. Ztg. 1859, p. 188.

[2] Einige Bemerkungen etc. Bot. Ztg. 1865, p. 176.

[3] Pringsh. Jahrb. VI.

[4] An. d. sc. nat. 1872, T. XVI, pag. 112.

[5] Note prélim. s. l. rôle d. l. gaîne protectr. d. l. Dicotyl. herbac. p. M. J. Vesque, Comptes rend. 81. Bd., 498—99. (1875.)

Download from The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum

Schulze'schem Gemische weiter, so treten Endodermis und Cuticula, sowie einige Krystallzellen immer schärfer und dunkler contourirt hervor, während alles Übrige ganz hyalin und zuletzt kaum sichtbar wird. Cuticula und Endodermis verhalten sich nun des Weiteren vollkommen gleich, d. h. was der letzteren Suberinlamelle betrifft, die nach dem stärkeren Erwärmen allein zurückbleibt. Ich beschränke mich daher auf die Beschreibung der weiteren Vorgänge mit der Endodermis respective deren Suberinlamelle. Dieselbe wird allmälig dunkler und braun, und während einzelne Zellen in Folge der heftigen Gasentwicklung zu kugeligen Blasen aufgetrieben werden, schrumpfen die meisten zu unregelmässigen, zerknitterten Massen zusammen, welche endlich, ohne sichtlich zu quellen, zu einer weichen Masse zusammenschmelzen. Diese Masse stimmt in ihrem physikalischen Verhalten vollkommen mit der aus der Cuticula von derselben Pflanze und von *Cycas*, *Encephalartos*, *Salix* etc. und allen möglichen Korken erhaltenen überein. Es ist die Cerinsäure. Sie ist in Alkohol, Äther, Benzol, Chloroform löslich, in Schwefelkohlenstoff unlöslich etc. Es ist daher sicher, dass hier die Endodermis verkorkt ist. Dasselbe sagt die Kalireaction aus. Behandelt man den Schnitt zuerst ganz kurze Zeit mit Schulze'schem Gemische, um die Endodermis deutlicher hervortreten zu lassen und dann mit verdünnter Kalilauge, so quellen die Suberinlamellen etwas an und werden körnig und gelb. Schliesslich erfolgt die Herauslösung derselben zu einer gelblich-bräunlichen Masse, die sich bald zu Klumpen vereinigt. Dadurch werden die Celluloseschläuche nach innen abgehoben und der Bau der Membranen aus den 3 Lamellen klar gelegt. Man sieht, dieses sind die gewöhnlichen Korkreactionen, mit dem einzigen Unterschiede, dass die Membranen nicht so widerstandsförmig sind, und man daher keine starken Wärmegrade und concentrirte Reagentien anwenden darf. Ich bemerke noch, dass sowohl Celluloseschlauch, als auch Mittellamelle verholzt sind, dass ersterer meist dünn ist, aber hie und da auch einzelne stark verdickte vorkommen, an welchen die Verholzung leicht nachzuweisen ist. Operirt man mit der Kalilauge unvorsichtig, so kann man leicht den ganzen Körnchen-Bildungsprocess übersehen. Die Celluloselamelle kann man auch ohne die Suberinlamelle durch Kali zu zerstören, sichtbar machen

Download from The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum

durch blosses Erwärmen mit Schulze'schem Gemische; denn sobald die Suberinlamellen wellig zu werden beginnen ist der Celluloseschlauch noch nicht gelöst; er nimmt an der Wellung nicht Theil und wird daher abgehoben; man kann ihn dann mit Chlorzinkjod in reiner violetter Färbung leicht sichtbar machen.

In den Wurzeln kommen, wie ich im nächsten Aufsatze zeigen werde, ganz Allgemein zwei Endodermen vor; eine innere und eine äussere. Ich habe mich nun bei fast allen untersuchten Wurzeln, etwa 20—25, sowohl Luft, wie Erd- und Wasserwurzeln von dem Verkorktsein beider überzeugt. Ein ausgezeichnetes Beispiel ist *Chlorophytum Sternbergianum (Hartwegia comosa)*. Hier sind die beiden verkorkten Endodermen, von welchen die äussere, wie bei allen Wurzeln unmittelbar unter der Epidermis liegt, durch, namentlich bei den dicken keuligen Erdwurzeln, aber auch den Luftwurzeln mächtiges Rindenparenchym getrennt, so dass es leicht gelingt, sie mechanisch von einander zu trennen und so makroskopische Quantitäten von Cerinsäure darzustellen. Wenn man nämlich dicke Luftwurzeln mit einem Scalpelle schält, so sind in Folge des mächtigen Rindenparenchyms in der Schale an verkorkten Geweben nur die Epidermis und äussere Endodermis enthalten, während der Kern an solchen nur die innere Endodermis enthält. Am Querschnitte überzeugt man sich leicht davon, dass die äussere Endodermis, die wie bei allen Wurzeln unmittelbar unter der Epidermis liegt, stärker verkorkt ist als diese, während die Wurzelhaare gar nicht verkorkt sind. Wenn man daher Schale und Kern der Luft- oder Erdwurzeln von Chlorophylum für sich mit Salpetersäure in Eprouvetten genügend lange erhitzt, so erhält man von beiden makroskopische Quantitäten von Cerinsäure; im ersteren Falle (Schale) aus äusserer Endodermis und Epidermis, im letzteren (Kern) aus der inneren Endodermis. Durch das Erhitzen mit Salpetersäure wird nach und nach Alles zerstört, und von ganzen Wurzeln bleiben zuletzt nur noch die genannten drei verkorkten Schichten in ihren Suberinresten zurück. Ich habe so getrennt dargestellte Cerinsäure-Massen untersucht und in ihrem physikalischen Verhalten (Aussehen, Schmelzpunkt, Lösungsverhältnisse etc.) vollkommen übereinstimmend mit aus Kork erhaltenen gefunden.

Download from The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum

Im Verhalten gegen Kalilauge stimmen die drei verkorkten Schichten ebenfalls mit anderen verkorkten Geweben überein; sehr auffällig ist die Gelbfärbung. Das Suberin der äusseren Endodermis ist gegen Kali widerstandsfähiger, als das der inneren. Die Suberinlamellen sind, wie bei allen Endodermen sehr dünn und entstehen daher nur geringe Quantitäten von körnigen Massen. Der Celluloseschlauch ist bei der inneren Endodermis innen und seitlich dick, aussen dünn, bei der äusseren überall ziemlich dünn.

Bei den Luftwurzeln der Orchideen besteht die innere Endodermis bekanntlich aus abwechselnden Längsstreifen von in Schwefelsäure löslichen und unlöslichen Zellenplatten. Man überzeugt sich leicht, dass die ersteren, welche den Gefässplatten entsprechen, nicht und die anderen ziemlich stark verkorkt sind. Bei *Stanhopea insignis* sind auch zahlreiche zerstreute Zellen des Rindenparenchyms verkorkt. Was die Kurzzellen der äusseren Endodermis betrifft, so fand ich sie bei *Cyrtochilum stellatum* und *Stanhopea insignis* meistens auch verkorkt, aber verschieden stark und immer schwächer als die Langzellen. Bei *Cyrtochilum* fand ich manche der Kurzzellen gar nicht und andere nur sehr schwach verkorkt. Während weniger gut organisirte Luftwurzeln wie die von *Hartwegia* nur kaum merklich schwächer verkorkte Kurzzellen besitzen.

Diese Beispiele mögen genügen. Ich habe mich in ähnlicher Weise bei einer ganzen Reihe von Wurzeln und Stengeln von dem Verkorktsein der vorkommenden Endodermis überzeugt.

Im Allgemeinen zeigte sich, dass die radialen Wandungen stärker verkorkt sind als die tangentialen und daher auch die radialen Mittellamellen dünner als die tangentialen Partien. Der stets vorhandene Celluloseschlauch ist immer verholzt und wo derselbe nicht allseitig gleich dick ist, ist immer die äussere die am wenigsten dicke Wandung, was wie, erwähnt (p. 84), auch bei den Korkzellen in der Regel der Fall ist.

B. Über die äussere Wurzel-Endodermis.

Seitdem L i n k (1824) die Wurzelhülle der Orchideen entdeckt hatte, kannte man auch eine eigenthümliche directe unter derselben befindliche Zellschichte. Man sah, dass dieselbe aus

Download from The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum

langen und kurzen Elementen zusammengesetzt ist und hielt sie für die eigentliche Epidermis der Luftwurzeln. Die kurzen Zellen derselben wurden dabei von Einigen als Spaltöffnungen betrachtet, so von Meyen, Schleiden, Fockens, während Andere ihre wahre Zellennatur erkannten (Unger, Chatin). Schacht erkannte zuerst den wahren Sitz der Oberhaut der Luftwurzeln, hielt aber die Wurzelhülle für die äussere primäre Rinde und daher die fragliche Zellschichte für die Grenzschichte der äusseren und inneren primären Rinde. Die erste genauere Untersuchung verdankt man Oudemans;[1] dieser führte für die in Rede stehende Schichte den Namen Endodermis ein und nannte das zwischen dieser und der Epidermis gelegene Gewebe „intermediäres Gewebe". Da er aber zu finden glaubte, dass dieses in der Wurzelspitze aus einer besonderen Initiale entsteht, ebenso wie er dieses zugleich auch für Endo- und Epidermis fand, so hielt er dasselbe wie Schacht für die äussere primäre Rinde. Erst Nicolai und später ausführlich Leitgeb zeigten, dass das intermediäre Gewebe aus der Epidermis entsteht, und mit dieser eine gemeinschaftliche Initiale im Wachsthumspunkte der Wurzel besitzt. Daraus geht aber hervor, dass Oudemans Endodermis die äusserste Schichte der primären Rinde bildet, und unmittelbar unter die Epidermis, respective der aus dieser entstehenden Gewebe zu stehen kommen muss. Schon Oudemans fand, dass das intermediäre Gewebe oft nur 1—3 Zelllagen dick ist, während es in den meisten Fällen vielschichtig ist; als daher Leitgeb bei den Luftwurzeln von *Hartwegia* eine der Endodermis Oudemans ganz ähnlich gebaute Zellschichte unmittelbar unter der Epidermis fand, erklärte er sie für eine wirkliche Endodermis; und da ihm das Beispiel der *Hartwegia* lehrte, dass es wohl Luftwurzeln ohne Wurzelhüllen, nicht aber ohne Endodermis gibt, so schloss er folgerichtig auf ihre Wichtigkeit für die Function der Luftwurzeln. Die Endodermis war damals als eine nur Luftwurzeln zukommende und diese im hohen Grade charakterisirende Schichte bekannt. Nachdem ich nun die that-

[1] C. A. J. A. Oudemans: „Über den Sitz der Oberhaut bei den Luftwurzeln der Orchideen". Abh. d. math. naturw. Cl. d. k. Akad. der Wissensch. zu Amsterdam, 1861. Hier ist auch die ältere Literatur zusammengestellt.

Download from The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum

sächliche Verkorkung der Luftwurzel-Endodermis festgestellt habe, muss man, wie schon betont, jene als Haupteigenthümlichkeit einer Endodermis überhaupt betrachten. Um aber aus einer gewöhnlichen eine Luftwurzel-Endodermis zu machen, muss noch Manches hinzukommen, was ich später noch andeuten werde. Dieses „Manches" und gewissermassen Nebensächliches ist es nun, was die Endodermis der Luftwurzeln auffällig machte und zu ihrer Entdeckung und Würdigung führte. Wo es fehlte, sah man die Endodermis einfach nicht.[1] Da nun die, wie ich zeigen werde, bei allen[2] Erd- und Sumpfwurzeln und fast allen Wasserwurzeln ebenfalls vorkommende Endodermis eine ganz schlichte Zellschichte, ohne Intercellularräumen ist, die morphologisch meist kaum irgend etwas auffälliges Unterscheidendes bietet, so wurde sie in der That im Allgemeinen übersehen und nie gewürdigt. Aber diese Zellschichte ist verkorkt und diese eine Eigenschaft genügt, sie zu einer besonderen, anatomisch unterscheidbaren Schichte zu machen.

Es ist selbstverständlich ganz unmöglich, dass die in Rede stehende Schichte nie gesehen worden ist, da sie verkorkt ist und von den Mikroskopikern gar vielfach Schwefelsäure verwendet wird. Sie ist gewiss oftmals gesehen worden, und da sie, wie gesagt, ganz Allgemein verbreitet ist, so würde eine Durchsuchung der Literatur eine reichliche Ausbeute an Citaten geben: Indessen ist der Untersuchungsgegenstand so einfach, dass man mit dem Mikroskope rascher und sicherer als der Literatur zum Ziele kommt. Ich unterliess es daher, mir die einschlägigen gemachten Funde aufzusuchen und gebe hier nur zur Bekräftigung des Gesagten einige Beispiele. So sah sie Caspary[3] zweimal, ohne sie zu würdigen. Bei den Wurzelknöllchen von *Ranunculus ficaria*, sagt er, dass vom Querschnitte durch Schwefelsäure alles gelöst werde mit Ausnahme der Schutzscheide und der zwei äussersten Schichten der Rinde. In diesen muss natürlich auch die Epidermis inbegriffen sein. Pagina 108 wird dasselbe von der Wurzel von *Charlwoodia rubra*

---

[1] Mit Nicolai's Ausnahme.

[2] Soweit ich dieses jetzt beurtheilen kann.

[3] Bemerkungen etc. Pringsheim, IV, 104, 108.

Download from The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum

ausgesagt. Oudemans[1] bringt eine Abbildung eines Schnittes durch eine Adventivwurzel von *Hoya* sp. die unter der Epidermis eine besondere Zellschichte zeigt; ohne Zweifel die Endodermis. u. s. w.

Nicolai[2] war der einzige, der diese Schichte beachtete und sie sofort als Endodermis erkannte. Er vermuthet, dass dieselbe ganz Allgemein oder doch wenigstens sehr verbreitet ist. Derselbe fand sie bei 22 verschiedenen, meist monokotylen Pflanzen, die 4 dicotyledonen und 7 monotyledonen Familien angehören. Ich werde seine Beobachtungen später mit den meinigen zu einer Tabelle vereinigt wieder geben. Was aber den Werth und die Wichtigkeit dieser Funde Nicolai's ungemein beeinträchtigt, ist der Umstand, dass derselbe nicht angibt, ob er die Endodermis nur bei den von ihm angeführten Pflanzen gefunden habe und bei anderen verschwiegenen nicht, oder ob er sie bei allen hierauf untersuchten Wurzeln auch gefunden habe. Aus seiner Darstellung geht eher das erstere, als das letztere hervor, obwohl man weder einen noch den anderen Schluss daraus ziehen kann.

Als ich die oberwähnte Oudemans'sche Figur sah und Nicolai's Anmerkung las, hatte ich die Idee, dass wohl jede Wurzel, die Wurzelhaare besitze, auch eine äussere Endodermis besitzen müsse. Ich werde den Zusammenhang später näher auseinandersetzen und bemerke nur, dass ich in Folge dessen 15 verschiedene Arten aus 8 mono- und 7 dikotylen Familien untersuchte und überall ohne Ausnahme eine äussere Endodermis fand. In jedem einzelnen Falle überzeugte ich mich von der Verkorkung durch Schulze'sches Gemisch. Meine Beobachtungen sind seitdem nicht weiter gediehen, aus Zeitmangel; allein ich glaube, sie genügen, um darzuthun, dass die äussere Endodermis eine ganz allgemeine Verbreitung bei den Wurzeln habe und ebenso gut zur Charakteristik dieser gehört, wie die innere (oder Schutzscheide). Das Vorkommen bei sämmtlichen untersuchten Arten genügt, um in Verbindung mit dem später über die Nothwendigkeit des allgemeinen Vorkommens zu sagenden, den Schluss zu gestatten, dass jede Wurzel, vielleicht ohne Ausnahme, unmittelbar unter der Epidermis eine

[1] L. c. Fig. 20.

[2] L. c. 67. Anmerkung.

Download from The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum

einfache, Intercellularraum freie, mehr oder weniger stark verkorkte Zellschichte, die mit der entsprechenden der Luftwurzeln homolog ist, besitze.

Was die morphologischen und histologischen Eigenschaften der gewöhnlichen äusseren Wurzel-Endodermis betrifft, so ist zunächst zu bemerken, dass die Wand den Bau der Korkzellwand zeigt. Die Suberinlamelle ist sehr dünn, an den radialen Wandungen meist stärker entwickelt als den tangentialen. An jenen ist dafür die Mittellamelle schwächer. Der Celluloseschlauch ist, wie überhaupt die ganze Zelle, meist ganz dünn.

Die Zellen schliessen seitlich fest an einander und bilden mit der Epidermis nie Intercellularräume, während unmittelbar innerhalb derselben häufig solche vorkommen. Sie sind entweder ebenso breit wie die Epidermiszellen, oder breiter. nie schmäler. Ist ersteres der Fall, so wechseln sie mit den Epidermiszellen regelmässig ab. Die Zellen sind meist lang gestreckt und entweder sämmtlich gleich lang, oder es kommen kürzere eingemischt vor. Von solcher Art ausgebildeter Endodermis kommen alle Übergänge bis zu anderen vor, wo ein fast regelmässiger Wechsel von langgestreckten Zellen und kurzen (1—2mal länger wie breiter) Zellen stattfindet. Diese Kurzzellen haben dann gewöhnlich einen dichteren Inhalt und leicht erkennbaren Zellkern. Die radialen Wände sind meist glatt, zeigen aber manchmal Wellung, die sehr verschieden stark ist, so dass es auch zur Entstehung eines „dunklen Punktes" kommen kann. Häufig kann an glatten Radialwänden durch Schulze'sches Gemisch oder andere Quellungsmittel Wellung künstlich hervorgerufen werden, immer verstärken aber solche Mittel die vorhandene.

Ich füge nun das Verzeichniss der untersuchten Arten an, welche, 45 an der Zahl, sich auf 12 monokotyle und 11 dikotyle Familien vertheilen und werde nachträglich bei einigen Näheres anführen. Ich habe dabei auch Nicolai's Beobachtungen berücksichtigt, sowie *Charlwoodia rubra* und *Hoya* sp. nach Caspary und Oudemans Angaben endlich 5 Arten *Ranunculus* und *Primula* nach Schweighofer (Öst. bot. Zeitung, 1877, Heft 8).

1. Orchideen: *Orchis latifolia, Listera cordata, Orchis maculata.*
2. Liliaceen: *Gagea lutea*, *Allium ursium*, *Hyacinthus orientalis*, *Charwoodia rubra.*

Download from The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum

3. Irideen: *Iris Pseudacorus.*
4. Amaryllideen: *Crinum bracteatum.*
5. Smilaceen: *Polygonatum giganteum, multiflorum, Convallaria majalis*; *Paris quadrifolia, Majanthemum bifolium.*
6. Aroideen: *Acorus Calamus, Arum maculatum.*
7. Dioscoreen: *Tamus communis, Dioscorea Decaisneana.*
8. Potamogetoneen: *Potamogeton perfoliatus.*
9. Hydrilleen: *Elodea canadensis.*
10. Gramineen *Molinia coerulea, Secale cereale, Apera spica venti.*
11. Cyperaceen: *Carex paludosa,*
12. Commelynaceen: *Tradescantia virginica.*
13. Ranunculaceen: *Anemone nemorosa, Ranunculus Ficaria, illyricus, Philonotis, bulbosus* und *acris.*
14. Asclepiadeen: *Hoya* sp.
15. Rosaceen: *Spiraea Ulmaria.*
16. Cupuliferen: *Quercus Cerris.*
17. Labiaten: *Coleus Blumei, Lamium album.*
18. Compositen: *Petasites vulgaris.*
19. Oxalideen: *Oxalis Acetosella.*
20. Cruciferen: *Cardamine silvatica.*
21. Violarieen: *Viola silvatica.*
22. Primulaceen: *Primula Auricula, officinalis, elatior, acaulis.*
23. Araliaceen: *Hedera Helix.*

Bei den meisten dikotylen Arten findet kein regelmässiger Wechsel von Lang- und Kurzzellen statt; Ausnahmen: *Coleus, Lamium, Hedera*; hingegen zeigen diesen mehr weniger auffällig die monocotylen. mit wenigen Ausnahmen, *Hyacinthus*, *Tradescantia.* Letztere haben überhaupt immer eine besser differenzirte äussere Endodermis. Bei fast allen sind die Endodermiszellen von derselben Breite wie die der Epidermis. Nur bei *Oxalis Acetosella* und *Viola* fand ich sie breiter. Häufig ist die äussere Endodermis stärker verkorkt als die innere; so bei *Arum*; was aber von grösserem Interesse ist, ist der Umstand, dass sie nicht selten auch stärker verkorkt ist als die Epidermis, so bei *Coleus, Dioscorea* und anderen. Die wenigsten Endodermen zeigen gewellte Zellwände, so *Hedera, Hyacinthus, Elodea, Lamium,* etc.

Download from The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum

C. Über die physiologische Bedeutung der äusseren Endodermis der Wurzeln.

Von grossem Interesse ist die Frage nach der physiologischen Bedeutung der äusseren Endodermis. Da diese Schichte von allgemeiner Verbreitung bei Wurzeln aller Art ist, so ist diese Frage nicht nur berechtigt, sondern wird sogar gefordert.

Schon frühere Autoren, namentlich Meyen, Schleiden etc. beschäftigten sich mit derselben. Da sie jedoch diese Schichte nur bei Orchideen- und Aroideen-Luftwurzeln kannten, und somit nur eine gewisse Modification derselben und sie überdies ganz unrichtige Anschauungen über den Bau derselben besassen, so mussten ihre Erklärungsversuche beschränkt und schwach ausfallen. Sie hielten die Kurzzellen der Endodermis der Luftwurzeln für Spaltöffnungen und die ganze Schichte für die eigentliche Epidermis. Die Wurzelhülle fassten sie als eine Wucherung dieser nach Aussen auf. Schleiden rechnete sie zu seinen appendiculären Organen, wohin z. B. auch die Stacheln, der Kork etc. gehörten. Erst Schacht fand, dass die äusserste Schichte der Wurzelhülle die Epidermis sei, bemerkt aber in seinem Lehrbuche, dass die Wurzelhülle gewissermassen den Kork vertrete.

Leitgeb[1] verbreitet sich in seiner Arbeit über *Hartwegia comosa* ebenfalls über dieses Thema. Auch er kannte die Endodermis nur bei den Luftwurzeln. Der von Oudemans festgestellte Umstand, dass vielen Orchideen-Luftwurzeln die Wurzelhülle fehlt, bei anderen nur 1—2schichtig ist, verbunden mit der von Unger[2] und ihm selbst zum Theil festgestellten Thatsache, dass auch solche unvolkommene Luftwurzeln (*Vanilla planifolia*, *Hartwegia*) ihre Function mehr minder vollständig erfüllen, brachte ihn auf die Vermuthung, dass wohl auch die Endodermis die Luftwurzeln mit zu ihrer eigenthümlichen Thätigkeit befähige. Dies ist zweifellos richtig, kann aber nur für jene Endodermis-Modification gelten, die den Luftwurzeln eigen ist. Im Allgemeinen

[1] Zur Kenntniss der *Hartwegia commosa*. Sitz. Ber. der k. Akad. der Wiss. Math. Natur. Cl. 49. Bd. (1864) p. 138 *ff*.

[2] Sitz. Ber. d. k. Acad. d. Wissensch. M. N. Kl. 1854, XII, 389.

Download from The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum

kann dieses aber nicht gelten und müssen wir uns daher bei der gewöhnlichen Endodermis nach einer anderen Function umsehen.

Leitgeb sagt des Weiteren über die Function der Luftwurzel-Endodermis, dass sie das tiefer liegende Parenchym, vor Verdunstung in ähnlicher Weise wie die Epidermis die oberirdischen Pflanzentheile schütze. Ferner (l. c. 157): „Wir finden nämlich bei fast allen Pflanzen die längeren Endodermiszellen an ihren äusseren Wänden mehr weniger verdickt, zugleich aber bei solchen Wurzeln, die keine Wurzelhülle besitzen, die ihnen anliegenden Wände der Epidermiszellen mit Verdickungsschichten besetzt, wo aber eine Wurzelhülle vorhanden ist, die Spiralfaser an diesen Wänden enge aneinander gerückt, so zwar, dass fast kein freier Raum zwischen ihnen bleibt; die kegelförmigen (Kurz-) Zellen hingegen bleiben immer dünnwandig, oder wenigstens dünnwandiger, als die langgestreckten, während zu gleicher Zeit in dem Falle, wo jene der Epidermis unmittelbar aufliegt, die inneren verdickten Wandungen derselben getüpfelt erscheinen, was hie und da auch über den langgestreckten Zellen der Fall ist; dort aber, wo eine Wurzelhülle vorhanden ist, fehlen die Spiralfaserzellen entweder ganz, oder sind in anderer Weise als über den langgestreckten Zellen entwickelt."

Daraus ersieht man, dass nicht nur die Kurzzellen anders als die langen beschaffen sind, sondern auch das darüber befindliche Gewebe bei Kurz- und Langzellen Unterschiede aufweisen, die auf eine gewisse Function der ersteren hindeuten, die von der der Langzellen verschieden ist. In der That zieht Leitgeb aus den angeführten Eigenthümlichkeiten der Kurzzellen den Schluss, dass diese die Wege zur Aufnahme der durch die Wurzelhülle condensirten atmosphärischen Dünste bilden, und dass also die Endodermis in ihrer Function der mit Spaltöffnungen versehenen Epidermis oberirdischer Pflanzentheile zu vergleichen ist, welche die Verdunstung verhindert und doch Nahrungsaufnahme gestattet.

Diese Ansichten sind zweifellos richtig, trotzdem ich gefunden habe, dass bei *Hartwegia* auch die Kurzzellen verkorkt sind und sich auch bei typischen Orchideen-Luftwurzeln in den kegelförmigen Zellen häufig Korkstoff nachweisen lässt. Bei den Luftwurzeln haben wir es aber nur mit einem speciellen Fall der

Download from The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum

Anpassung einer Gewebeschichte an eine bestimmte Lebensweise des ganzen Organes zu thun, welche Schichte von allgemeiner Verbreitung ist. Es fragt sich daher, welche Function die Endodermis im Allgemeinen besitzt und durch welche Modificationen derselben eine Luftwurzel-Endodermis entsteht?

Die grösste Mehrzahl der Wurzeln besitzt eine mit Wurzelhärchen versehene Epidermis. Diese Härchen sind stets nur einfache Ausstülpungen der Epidermiszellen, und da sie zur Nahrungsaufnahme dienen, sind sie dünnwandig, unverkorkt, während der innere Theil der Epidermiszelle gewöhnlich schwach verkorkt ist. Die Wurzelhaare leben indess nur kurze Zeit; bald verwachsen sie mit Erdtheilchen, die sie annagen und werden dann durch die beim Längen- und Dickenwachsthume eintretenden Verschiebungen der Wurzel zerrissen und sterben ab. Da sich nun dieselben niemals theilen, sondern mit den Epidermiszellen, aus denen sie entstehen eine einzige Zelle bilden, so werden durch ihr Absterben die Epidermiszellen geöffnet. Es ist klar, dass auf diese Weise nicht nur die Härchen, sondern auch die Epidermiszellen zu Grunde gehen. Es ist daher natürlich wenn unter dieser eine Schichte vorhanden ist, die verkorkt ist und deren Zellen lückenfrei aneinanderschliessen.

Untersucht man in der That vorjährige noch dünne Wurzeln, so findet man meist eine ganz schöne unverletzte Epidermis. Man möchte sie wenigstens — und hat dies bisher allgemein gethan — für eine solche halten. Es ist aber die Endodermis, die sich ursprünglich unter der Epidermis fand und nun diese in ihrer Function aufgegangene und nun auch überflüssig gewordene Schichte ersetzt. Damit erklärt sich auch, warum sich an derselben keine Spuren der abgestorbenen Wurzelhärchen finden: Die Erklärung einer Frage, von der ich nicht weiss, ob sie überhaupt jemals gestellt wurde.

Es ist eine nicht seltene Erscheinung, dass die äussere Endodermis stärker verkorkt als die Epidermis. Ja ich vermuthe, dass dieses gewöhnlich der Fall ist, da ja die Epidermiszellen nur zum Theile die der Endodermis aber allseitig verkorkt sind; doch habe ich auf diesen Punkt anfänglich nicht geachtet, so dass ich die thatsächliche schwächere Verkorkung auch der inneren

Download from The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum

Theile der Epidermiszellen nur in einzelnen Fällen beobachtet habe. Aber diese genügen schon um zu zeigen, dass bei den Wurzeln, wo wenigstens in einem gewissen Entwicklungsstadium die Epidermis eine doppelte Thätigkeit verrichten sollte, die sich schlechterdings nicht mit einander vereinigen lassen, gewissermassen eine Theilung der Arbeit eintritt: Während die Epidermis die Nahrungsaufnahme besorgt und daher wenigstens in gewissen Membranpartien nicht verkorkt ist, übernimmt die Endodermis den Schutz. Später stirbt erstere ab und bleibt letztere als Schein-Epidermis übrig.

Ich fand häufig an Wurzelquerschnitten an der äusseren Endodermis die Spuren der Epidermis hängen, in Form von einzelnen bräunlichen, zerrissenen Fetzen.

Aus dem Gesagten erhellt, dass in der That eine innige Beziehung zwischen dem Bau und dem Verhalten der Wurzelhaare einerseits und der Gegenwart der äusseren Endodermis besteht.

Es ist aber klar, dass im Vorkommen einer äusseren Endodermis bei Wasser- oder Luftwurzeln, die nur sehr spärliche oder gar keine Wurzelhaare entwickeln, kein Gegenbeweis gegen die ausgesprochene Anschauung sein kann, da ja auch an untergetauchten Pflanzentheilen sich eine Cuticula findet. Aber auch ganz abgesehen davon, dass an Wasserwurzeln die Verkorkung viel schwächer, zum Theil schwierig nachzuweisen ist, oder vielleicht manchmal auch ganz fehlt (*Pontederia*?), wo dann die morphologischen Merkmale hinreichen, die Schichte zu erkennen, ist es auch möglich, dass sie auch an solchen ihre besondere Function hat.

Jedenfalls ist es sicher, dass die äussere Endodermis an Landwurzeln eine unbedingte Nothwendigkeit ist.

Ich habe bereits mehrfach bemerkt, dass die Luftwurzel-Endodermis nur eine besondere Modification der gewöhnlichen ist; eine Modification, die durch Anpassung an eine neue Lebensweise entstanden ist. Es fragt sich nun, worin diese Anpassung besteht? Die Antwort ist einfach die: In einer Differentiation der Zellelemente der Endodermis.

Die meisten dieser, wenigstens der dikotylen, bestehen aus lauter mehr minder gleichlangen und ganz gleich beschaffenen

Download from The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum

Zellen, welche alle gleich stark verkorkt sind und gleich dichten Inhalt besitzen. Von dieser Art Endodermis, welche die am wenigsten differenzirte darstellt, finden nur alle Übergänge statt bis zu solchen, bei welchen, wie bei vielen monokotylen Erdwurzeln, ein regelmässiger Wechsel von sehr langen und ganz kurzen, d. h. nur 1—2mal längeren wie breiten Zellen stattfindet. Beide Arten von Zellen sind allem Anscheine nach gleich stark verkorkt und besteht ein wesentlicher Unterschied nur darin, dass die Kurzellen einen dichten, protoplasmatischen Inhalt besitzen, während die Langzellen einen ganz hyalinen besitzen. Erstere haben einen grossen, sehr auffälligen Zellkern.

Durch diese Differentiation in Lang- und Kurzzellen ist der erste Schritt zur Entstehung von Luftwurzeln gethan. Die weiteren bestehen nun darin, dass dieser Unterschied zwischen den Lang- und Kurzzellen immer grösser wird; indem die ersteren relativ noch länger werden, stärker verkorken, und dickwandiger werden; die letzteren aber immer weniger stark verkorken, kleiner und ganz dünnwandig werden, und dabei eine Kegelstutzform annehmen, deren breite Basis nach aussen gekehrt ist. Geht die Differenzirung weiter und tritt zugleich die Bildung einer Wurzelhülle ein, so nehmen auch Epidermis und Wurzelhülle daran Antheil, die anatomischen Differenzen zwischen den Lang- und Kurzzellen zu vergrössern.

Doch genügt schon eine geringe Differentiation, um die Luftwurzel entstehen zu lassen. Eine solche gewissermassen noch wenig ausgebildete Luftwurzel, die sich durch ihre Differentiation nur wenig über die in dieser Beziehung am meisten entwickelten Erdwurzeln erhebt, hat z. B. *Hartwegia comosa*.

Hier fehlt jede Wurzelhülle. Die Epidermiszellen sind schwächer verkorkt als die Endodermiszellen und bilden einen dichten Filz von Wurzelhärchen. Die Langzellen der Endodermis sind kaum merklich stärker verkorkt und dickwandiger als die Kurzzellen, die sämmtlich auch verkorkt sind. Diese sind stark kegelförmig mit dünneren Aussenwandungen, die nach aussen vorgewölbt ist. Sie besitzen einen dichten, protoplasmatischen Inhalt und einen auffallend grossen Zellkern, der der ausgebauchten Aussenwandung angelagert ist. Die Lang-

Download from The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum

zellen haben gewellte Radialwandungen und einen hyalinen Inhalt.[1]

Das auffallenste ist hier, dass die Kurzzellen fast ebenso stark verkorkt sind, als die Langen. Man ersieht aus der Beschreibung die unvollkommene Einrichtung. Der Eindruck der Unvollkommenheit wird noch grösser, wenn man an die mit Wurzelhülle versehenen Orchideen und Aroideen-Luftwurzeln denkt.

Offenbar bilden die Kurzzellen mit ihrem grossen, an der breiten, vorgewölbten Aussenwandung gewissermassen vorgeschobenen Zellkern, Anziehungscentra für die von den Wurzelhaaren aufgenommenen Feuchtigkeitsmengen. Es ist sehr wahrscheinlich, dass nur durch ihre Vermittlung die Communication des Rindenparenchyms mit der Epidermis hergestellt wird, und dass durch die Langzellen gar kein Austausch stattfindet. Da aber beide Zellarten in der Verkorkung nur unmerklich von einander verschieden sind, so muss der Inhalt der massgebende Factor sein. Dieses ist, da es sich hier um Diffusionsvorgänge handelt auch von vorneherein wahrscheinlich.

Durch die inhaltsarmen und stärker verkorkten Langzellen wird die Communication von Rinde und Epidermis unterbrochen, während ein energisches Diffusionssystem von letzterer durch die Kurzzellen zu den ebenfalls inhaltsreichen Rindenparenchymzellen stattfindet. Dies wird durch die merkwürdige, von Leitgeb gefundene Thatsache bekräftigt, dass, sobald die Wurzel zu functioniren aufhört, unter jeder Kurzzelle Korkbildung beginnt, die auf diese beschränkt bleibt.

So gering und wenig auffällig die Eigenthümlichkeiten der *Hartwegia*-Luftwurzel, im Gegensatz zu gewöhnlichen Wurzeln sind, so sind sie doch dem Luftmedium so angepasst, dass, wenn man sie unter Wasser taucht oder in Erde setzt, sie gar nicht mehr weiter wachsen, aber auch nicht zu Grunde gehen, während der Blattbüschel Wasser, resp. Erdwurzeln entwickelt, die zwar im äusseren Ansehen sehr auffallend von den Luftwurzeln verschieden sind, aber nur geringe anatomische Unterschiede aufweisen. Während im Wasser und in ganz trockener Luft[2]

---

[1] Zum Theile nach Leitgeb, l. c. p. 149.

[2] Leitgeb, — p. c. 147—148.

Download from The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum

keine oder nur sehr spärliche Wurzelhaare entwickelt werden, entstehen solche im Boden und in feuchter Luft. Diese Thatsache mag lehren, dass die Wurzel im Boden immer zugleich auch etwas Luftwurzel ist und so erklären, warum gewöhnliche Erdwurzeln häufig im Baue ihrer äusseren Endodermis den Luftwurzeln ähnlich sind. Wenn der Boden einigermassen trocken ist, mag ein Theil der Wurzelhaare und jene Partien aller, welche nicht directe mit Bodentheilchen verwachsen sind, ähnlich fungiren wie der Haarfilz der Luftwurzeln von *Hartwegia*, welcher zweifelsohne dieselbe Thätigkeit ausübt, wie die Wurzelhülle. Es ist daher kein grosser Schritt von einer Erdwurzel zu einer Luftwurzel; im Gegentheile ist das geringste Ausmass des nöthigen Unterschiedes kleiner als gewöhnlich wohl angenommen wird.

Dass im Boden in der That, wenigstens unter Umständen, Luftwurzelfunction stattfinden kann, lehrt *Crinum bracteatum*, deren Erdwurzeln nach Nicolai[1] eine Wurzelhülle besitzen, die 3—4 Zelllagen mächtig, aus porös verdickten Zellen besteht.

Die am weitesten gehende Anpassung zeigen die Luftwurzeln vieler Orchideen und einiger Pothos-Arten. Hier findet der grösstmögliche Unterschied zwischen den Lang- und Kurzzellen statt, und nimmt auch die Wurzelhülle einen über den Kurzzellen verschiedenen Bau an, welcher, wie Leitgeb gezeigt hat, deutlich auf die Function der Kurzzellen hinweist.

Über diesen Punkt geben die citirten Arbeiten von Oudemans und Leitgeb[2] Auskunft. Auf diese Weise sehen wir die äussere Endodermis alle möglichen Grade der Differenzirung durchmachen. Am wenigsten differenzirt ist sie bei den Wasserwurzeln, mehr bei dikotylen Landwurzeln; einen dritten Grad erreichen sie bei den meisten monocotylen Erdwurzeln, dann kommen gewisse unvollkommene Luftwurzeln und endlich die vollkommenen der Orchideen und Aroideen, wo sich wieder alle möglichen Abstufungen geltend machen.

[1] L. c. p. 73.

[2] Siehe auch: Sitzungsber. d. W. Akad. math.-nat. Cl. 49. Bd., I, 1864, p. 275 und Denkschriften d. Wiener Akad., 24. Bd., math.-nat. Cl.

Download from The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum

2. Verkorkte Sklerenchymscheiden.

Schwendener sagt in seinem Werke „Das mechanische Princip im anatomischen Baue der Monokotylen", p. 126 und 27, im Wesentlichen Folgendes: Eine gewisse Kategorie von unterirdischen Organen vegetirt im lehmigen oder wasserdurchtränkten Boden, und bedarf daher grosser Luftcanäle und somit festen peripherischen Schutzes. Überdies hat die Pflanze der Anforderung zu genügen, das Eindringen von Wasser durch Herstellung einer genügenden Schichte verkorkter Membranen zu verhüten. Es geschicht dieses durch einen hohlcylindrischen Bastmantel, welcher sich entweder unmittelbar an die Epidermis anschliesst, oder aber an eine peripherische Lage verkorkter Rindenzellen. Die Abhaltung des Wassers wird in verschiedener Weise, bald nur durch die Epidermis in Verbindung mit der verkorkten Zwischenzellsubstanz des Bastcylinders, bald ausserdem noch durch die genannten Rindenzellen bewirkt. Das erstere ist der Fall bei den Rhizomen von *Carex stricta*, *caespitosa*, *vulgaris* und *limosa* etc.; die verkorkten Rindenzellen kommen vor bei *Carex Schreberi*, *brizoides*, *stenophylla* etc.

Obwohl ich eine Verkorkung der „Zwischenzellsubstanz" des Bastcylinders nicht für möglich hielt, was auch die Untersuchung bestätigte, so schien mir doch unter den gegebenen Umständen das Auftreten von Suberinlamellen möglich. In Folge dessen habe ich — allerdings nur *Carex paludosa* genauer untersucht, deren Rhizome zu jenen gehören, die unmittelbar unter der Epidermis einen Bastring besitzen. Dieser besteht aus 2—4 Schichten. Nach innen wird die Rinde durch eine, aus verdickten Zellen bestehende Endodermis abgegrenzt. In jener verlaufen dünne Stränge (Blattspuren), die ebenfalls eine Endodermis besitzen.

Behandelt man einen dünnen Querschnitt in der Wärme schwach mit Schulze'schem Gemische, so wird im ganzen Schnitte die Mittellamelle aufgelöst und die Cuticula hebt sich etwas von der Epidermis ab. Setzt man nun etwas Kalilauge hinzu und erwärmt wieder schwach, so erkennt man, dass die Cuticula und eine dünne, sich ausserhalb der starken Verdickungen der Zellen des Bastringes und der Epidermis befindliche

Download from The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum

geschlossene Membranschichte, genau dieselbe Reaction zeigen. Es haben daher sowohl die Epidermiszellen als auch die des Bastringes einen Membranbau wie die Korkzellen. Eine Mittellamelle, die sich in Schulze'schem Gemische leicht löst, eine sehr dünne Suberinlamelle und einen dicken verholzten Celluloseschlauch. Die Suberinlamelle erscheint nach dem Auflösen der Mittellamelle und dem Erwärmen mit Kali als eine ganz schmale Zone einer ochergelben, körnigen Masse, welche den dicken Cellulosering des quer durchschnittenen Celluloseschlauches umgibt. In einzelnen Zellen kommt folgender Bau vor: 1. Mittellamelle, 2. Sub. L., 3. Cellulose L., 4. Suberin L., 5. Cellulose L., und dann sieht man zwei in einander geschachtelte Celluloseringe, die durch eine dünne Zone von gelber, körniger Masse getrennt sind.

Es gelingt aber auch die Suberinlamellen nebst der Cuticula, welche sich ganz ebenso verhält als getrennte erhaltene Lamellen darzustellen, wenn man nach Auflösung der Mittellamelle Kalilauge hinzusetzt, aber nicht erwärmt. Dann erhält man, indem sich die Celluloseschläuche stark zusammenziehen, während sich Cuticula und Suberinlamellen wellen, ein Bild ähnlich wie Fig. 10 zeigt. Es wurde bereits erwähnt, dass die Epidermiszellen ganz denselben Bau zeigen, wie die darunter liegenden Zellen des Bastringes. Die Cuticula wird von der Suberinlamelle der Oberhautzellen durch in Schulze'schem Gemische lösliche Substanz getrennt, welche eine directe Fortsetzung der Mittellamelle ist. Sie (Cuticula) ist daher den Epidermiszellen wie etwas Anatomischgetrenntes und Selbstständiges aufgelagert.

Ich wiederhole, dass jede Zelle, sowohl der Epidermis als auch des hypodermalen Bastringes eine geschlossene Suberinlamelle besitzt und ferner, dass manche Zellen zwei Suberinlamellen besitzen und zwei Celluloseschläuche. Ich bemerke noch, was die Identität der Substanzen der Suberinlamelle und Cuticula betrifft, dass sich beide auch gegen Chromsäure völlig gleich verhalten. Nach $^{3}/_{4}$stündiger Einwirkung einer concentrirten Lösung, wird die Mittellamelle gelöst, nicht aber die Cuticula und Suberinlamelle.

Nach dem zu urtheilen, was ich noch bei *Carex arenaria* und *hirta* gesehen habe, und den citirten Angaben Schwendener's ist dieser Bau bei den Carex-Rhizomen allgemein verbreitet.

Download from The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum

Nach dem Gesagten ist daher nicht die Mittellamelle verkorkt, sondern ganz so wie bei den Korkzellen eine sich an diese anschliessende bestimmte dünne Lamelle.

Wir haben es hier mit einem verkorkten Gewebe zu thun, das aber kein Kork ist, und nicht gegen zu starke Verdunstung, sondern gegen das Eindringen von Wasser schützen soll.

Durch die Suberinlamelle unterscheidet sich der beschriebene Bast sehr auffällig von dem gewöhnlichen. Nicht nur anatomisch, sondern auch physiologisch. Er muss jedenfalls scharf von jenem geschieden werden, und wird es meine spätere Aufgabe sein, die Bastgewebe, namentlich der Monokotylen in dieser Beziehung zu untersuchen. Ich nenne vorläufig Baste mit Suberinlamellen, „verkorkte Baste", indem ich es einstweilen dahingestellt lasse, ob man dergleichen Gewebe nicht in nähere Beziehung zu den echten Korken zu bringen habe.

ANHANG.

Fälschlich als verkorkt bezeichnete Dinge.

In der Literatur finden sich nicht selten Angaben, die sich auf die Verkorkung oder Cuticularisirung von Geweben beziehen, bei welchen andere Anhaltspunkte zur Beurtheilung der Möglichkeit einer solchen fehlen. Die Angaben über die angewendeten Reactionen und die Resultate derselben sind meist unvollständig, oder fehlen ganz, was damit zusammenhängt, dass es an völliger Sicherheit fehlte, die bei dem Mangel specifischer Korkstoffreactionen erklärlich ist. Da es nun in einzelnen Fällen von grossem Interesse ist, zu wissen, ob in der That Verkorkung vorliegt, so habe ich einige Nachuntersuchungen angestellt, deren Resultate ich im Folgenden wiedergebe.

a) Über die sogenannten Cuticularfäden Lürssen's bei Farnen (Intercellularfortsätze). Nach Lürssen[1] kommen in den Intercellularräumen mehrerer Farnkräuter eigenthümliche Fäden vor, welche die Eigenschaften schwach cuticularisirter Membranen

[1] Bot. Zeitung 1873, p. 641, 644.

Download from The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum

zeigen sollen; mit Jod soll schwache Gelbfärbung, mit Jod und Schwefelsäure starke Bräunung unter leichter Quellung eintreten, Chlorzinkjod Braunfärbung hervorbringen; concentrirte Schwefelsäure schwache Quellung und langsame Lösung bewirken. Heisse Kalilauge soll dieselben sofort lösen. In Folge dieser Reactionen werden sie Cuticularfäden genannt. Da diese Reactionen zur sicheren Constatirung der Cuticularisirung nicht hinreichend sind, und diese Fäden, wenn sie wirklich verkorkt wären, von doppelt grossem Interesse wären, so habe ich dieselben auf ihre Eigenschaften näher untersucht.

Bei *Struthiopteris germanica* kommen sie in den Rhizomen sehr schön ausgebildet vor. An vorjährigen Rhizomen, welche schon stark verholzte Gefässe und schwach verkorkte Endodermen zeigten, ergaben sie folgende Reactionen. Chlorzinkjod schwache Gelbfärbung; Xylophilin und Anilin-Salzsäure zeigten keine Spur von Verholzung an, ebensowenig wie in den Mittellamellen des Parenchyms, in welchen sie vorkommen. Mit Kalilauge erwärmt, zerfielen sie scheinbar in eine feinkörnige Masse, die aber durch Wasser nicht weggeführt wurde und sich mit Chlorzinkjod schwach gelb färbte. Sie quellen nämlich etwas in der Kalilauge und werden schlaff, und da sie sehr zart sind und sich daher hiebei mannigfach verbiegen und übereinanderlegen, so macht das Gewirre sich kreuzender Fäden den Eindruck einer körnigen Masse. Auch gegen das Schulze'sche Gemisch verhalten sie sich ganz anders als das Suberin, das in den angrenzenden Endodermiszellen in den Seiten- und Innenwandungen und nur in diesen vorkommt. Sie werden immer hyaliner, während diese immer schärfer hervortreten und sich dann mit Chlorzinkjod braun färben, was die Fäden nicht thun.

Wir haben es hier also weder mit Holz- noch mit Korksubstanz zu thun, sondern mit jener Mittellamellensubstanz, wie sie in Parenchym und Collenchym vorkommt, und die sich mit Chlorzinkjod nicht oder kaum färbt.

Diese Fäden sind Producte der Mittellamelle. Dieses sieht man an sehr dünnen Schnitten, besonders an solchen Stellen, wo die Mittellamelle von Natur aus gelb gefärbt ist, sehr deutlich. In den Kanten, wo die Zellen zusammenstossen, finden sich entweder 3—4eckige Zwickel oder Intercellularräume. Man

Download from The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum

hat sich die Bildung dieser Fäden nicht durch centrifugales, locales Wachsthum in den bereits gebildeten Intercellularraum hinein vorzustellen, sondern einfach als Folge einer unvollständigen Spaltung der Mittellamelle in den Kanten. Selbstverständlich kann ihre Entstehung nur durch intercalares Wachsthum geschehen; ebenso ist es selbstverständlich, dass auch hie und da ein Faden reissen kann, oder bei starkem Wachsthum der Zelle alle, oder die meisten reissen können: Und es ist dann ein weiteres Wachsthum derselben nicht ausgeschlossen. Auf diese Weise ist eine einfache Erklärung hergestellt des Umstandes, warum ein Faden mit beiden Enden mit den Membranen zweier Zellen verbunden sein kann. Es muss dieses in der Jugend bei allen der Fall sein, denn die freien Fäden sind erst Zerreissungsproducte.

Behandelt man einen sehr dünnen Schnitt mit Schulze'schem Gemische in der Wärme und versetzt ihn dann vor dem Auflösen der Mittellamelle, welches immer gleichzeitig mit dem der Fäden geschieht, mit Chlorzinkjod, so tritt diese sammt den ihr anhängenden Fäden sehr deutlich durch ihre Farblosigkeit oder sehr schwache Gelbfärbung hervor, während sich die an die Mittellamelle anlagernde Cellulose-Membran schön violett färbt. Jeder Intercellularraum ist allseitig von einer Schichte der gespaltenen Mittellamelle ausgekleidet, von welcher die Fäden ausgehen. Da diese ursprünglich Querbalken waren, so müssen immer je 2 (oder 3) zusammengehören und einander gegenüberstehen, nämlich die 2 (oder wenn sich der Balken verzweigte 3) Theilstücke des Balkens, aus welchem sie hervorgegangen sind. Dieses kann man in der That an jedem guten Schnitte, wenn er nicht zu dünn ist, sehen, und lässt sich auch aus Lürssen's Figuren, trotzdem dieser von diesem Verhältnisse nichts wusste, an mehreren Stellen gut erkennen.

Es bestehen daher bei *Struthiopteris germanica* diese Fäden, welche keine Cuticularfäden sind, aus der Substanz der Mittellamelle, welche weder Holzstoff, noch Korkstoff, noch Cellulose ist, sondern jenes Umwandlungsproduct der Cellulose, welches sich bei Collenchym- und Parenchymzellen, die Mittellamelle bildend, häufig findet.

Die sogenannten Cuticularfäden von *Angiopteris erecta*, wo sie im Blatte vorkommen, wurden von mir speciell im Diachym untersucht und färbten sich mit Chlorzinkjod kaum; wahrscheinlich

Download from The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum

gar nicht, da sie in der concentrirten Reactionsflüssigkeit eine hellere Färbung aufwiesen, als diese selbst. Mit Xylophilin und Anilin-Salzsäure keine Spur von Verholzung; mit Schulze'schem Gemische werden sie schon in der Kälte ganz hyalin, enthalten also keine Spur von Cuticularsubstanz. Schon nach ganz kurzer Einwirkung dieses Reagens in der Kälte werden sie zum grössten Theile gelöst. Dabei zeigte sich nach Behandlung eines solchen Präparates mit Chlorzinkjod, die schon mehrfach beobachtete Erscheinung, dass sich die Cuticula der Blattunterseite durch die Spaltöffnungen hindurch auf die Innenseite der Epidermis erstreckt, so dass diese beiderseits mit einer Cuticula bekleidet ist, innen mit einer ausserordentlich dünnen, aussen mit einer ziemlich dicken. An der Innenseite der Epidermiszellen habe ich nie Intercellularfortsätze bemerkt. Aber es geschieht stellenweise, dass sich die innere Cuticula auch auf die die Athemhöhle begrenzenden Diachymzellen erstreckt, oder noch weiter. Dann sind natürlich die Intercellularfortsätze ebenfalls überzogen. Dieses ist aber eine rein zufällige Erscheinung, die mit dem gewöhnlichen Falle nichts zu thun hat. Weiter entfernt von den Spaltöffnungen zeigen die Intercellularfortsätze dieselbe mikrochemische Beschaffenheit, wie in den Rhizomen von *Struthiopteris*, was aus den angegebenen Reactionen hervorgeht.

Die durch das Schulze'sche Gemische freigelegte innere Cuticula zeigt eine zartkörnige Beschaffenheit. Die scheinbaren Körner entsprechen der Grösse und Anordnung nach den Höckern und Zapfen, welche die Intercellularfortsätze bilden, und sind nichts anderes, als die leeren Umkleidungen derselben. Der der Innenseite der Epidermis angehörige Theil der inneren Cuticula ist vollkommen glatt.

Im Diachym von *Angiopteris erecta* sind diese Bildungen nur als kurze, ziemlich dicht stehende, stumpfe Stacheln ausgebildet; da es also keine Fäden sind, und auch nicht cuticulariirt sind, so kann man dieselben nicht als Cuticularfäden bezeichnen. Sie sind vielmehr ganz allgemein Intercellularfortsätze zu benennen, wodurch von chemischer Beschaffenheit und Form derselben abstrahirt wird, die beide wechseln können. Bei *Marattia Kaulfussi*, wo sie Lürssen im Diachyme nicht finden konnte, kommen sie ebenfalls vor; aber nur sehr spärlich und

Download from The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum

nicht jeder Schnitt zeigt dieselben. Auch scheinen sie hier fast nur in der Nähe von Athemhöhlen und in diesen vorzukommen. Sie stehen sehr vereinzelt, sind ganz hyalin, stumpf stachelförmig. Ein Eindringen der Cuticula findet hier nicht statt. Sie sind sehr weich und lösen sich schon in kaltem Schulze'schem Gemische.

Ich brauche kaum zu bemerken, dass sie auch bei diesen beiden Formen der Mittellamelle, d. h. deren Spaltungsproducten angehören. Das über diesen Gegenstand Gesagte lässt sich folgendermassen resümiren.

1. Die sogenannten Cuticularfäden oder Cuticularverdickungen Lürssen's sind nicht cuticularisirt, und sind daher als Intercellularfortsätze zu bezeichnen. Nur jene von ihnen, welche in oder in der Nähe einer Athemhöhle sich finden, die zudem durch eine eindringende Cuticula ausgekleidet wird, sind von einer ausserordentlich dünnen Cuticula überzogen (z. B. *Angiopteris erecta*).
2. Die Intercellularfortsätze gehören der Mittellamelle von Parenchymzellen an. In Folge dessen färben sie sich mit Chlorzinkjod nicht oder nur schwach gelblich. Sie stimmen auch in ihren übrigen Eigenschaften mit denen der Mittellamellensubstanz von weichen Parenchymzellen überein, die noch unbekannter Natur ist.
3. Sie sind als die Folge einer unvollständigen Trennung der Mittellamelle bei der Intercellularraumbildung aufzufassen. Dabei mag noch nachträglich Wachsthum hinzukommen. Jedenfalls aber entstehen sie nicht durch nachträgliches centrifugales Dickenwachsthum in die bereits fertigen Intercellularräume hinein, sondern durch intercalares während dem Vorgange der Spaltung.

b) Graf zu Solms-Laubach[1] gibt Folgendes an:

Die Saugfortsätze der Haustorien von Schmarotzerpflanzen sind von einer gelben, stark lichtbrechenden, bei *Osyris alba* und *Melampyrum* ausnehmend dicken Schichte umkleidet, die aus den ausgesogenen und zusammengepressten Residuen der von ihnen verdrängten Gewebemassen der Nährpflanze besteht.

[1] „Über den Bau und die Entwicklung der Ernährungsorgane parasitischer Phanerogamen.“ Pringsheim's Jahrb. VI. 568.

Download from The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum

Sie werden durch Schwefelsäure nicht verändert, quellen mit Kalilauge auf und zerfallen beim Erhitzen damit theilweise in kleine Körnchen. Schulze'sches Gemisch verwandelt sie in der Wärme in eine grauliche, in Alkohol und Äther theilweise lösliche Körnermasse, woraus zu schliessen ist, dass man es hier mit einer Korksubstanz oder cuticularähnlichen Masse zu thun hat.

Würden diese Angaben alle stimmen, so wäre es keinem Zweifel unterworfen, dass wir es in der That mit Korksubstanz zu thun hätten, denn sie genügen vollkommen, um eine sichere Bestimmung möglich zu machen, so auffallend und unverständlich es auch wäre, dass sich der Saugfortsatz mit einer so dicken Suberinschichte, welche jegliche Diffusion zu verhindern im Stande wäre, umgibt.

Die genaue Untersuchung [1] ergab für *Osyris alba*, dass die fraglichen Massen aus den stark verholzten und gelbgefärbten Membranresten der unterdrückten Gewebe besteht. Schwefelsäure wirkte ebenso ein, wie auf benachbarte, stark verholzte Zellen; Xylophilin-Salzsäure gab intensive Violettfärbung, trotz der natürlichen Gelbfärbung. Es zeigte sich ferner, dass nicht nur diese Massen verholzt sind, sondern auch die angrenzenden Zellen des Saugfortsatzes etwas, wenigstens stellenweise, während die weiter entfernten aus reiner Cellulose bestanden. Dessgleichen waren die angrenzenden Theile der Nährpflanze verholzt. Es hat den Anschein, als würde diese Verholzung durch den Saugungsprocess eingeleitet, was bei dem Umstande, dass eine mit einer gewissen Holzstoffmodification durchsetzte Zellwand Wasser jedenfalls besser leitet, als reine Cellulose, möglich erscheint und von Interesse wäre.

Die Kali- und Cerinsäure-Reaction gelang in keiner Weise. Aus diesen Daten geht hervor, dass wir es mit den restirenden, schwerer löslichen, stärker verholzten Membranresten zu thun haben, welche durch den gegenseitigen Druck von Nährpflanze und Schmarotzer ganz fest zusammengepresst sind. Dieses beweist auch ihre Structur, die nach Maceration deutlich wird: Wirre

[1] Das Material hiezu, sowie die Kenntniss der betreffenden Literaturstelle verdanke ich der Güte des Autors.

MARINE BIOLOGICAL LABORATORY WOODS HOLE LIBRARY

Download from The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum

zusammengepresste Zellhäute und hie und da ein gelb oder braun gewordener Inhalt. Hiemit erklärt sich auch Manches, l. c. p. 568, Gesagte.

Wir haben es hier wahrscheinlich mit ganz ähnlichen Membranresten zu thun, wie sie bei der Keimung mancher Samen mit hartem Endosperm entstehen. Bei der Dattel, wo der Process leicht zu verfolgen ist,[1] ist es sicher, dass nur die Mittellamellen als unlöslich zurückbleiben. Ich halte es für wahrscheinlich, dass auch bei Schmarotzern ein Theil der Membran gelöst wird, oder überhaupt in Lösung kommt, während vielleicht nur die verholzten oder sonst unlöslichen Mittellamellen zurückbleibend, zur Bildung jener Massen Veranlassung geben.

---

[1] Siehe Sachs, Bot. Zeitung, 1862, Taf. IX, p. 250.

Download from The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum

Figuren-Erklärung.

Tafel I.

Fig. 1. *Populus pyramidalis.* Querschnitt durch zwei Korkzellen, nach kurzer Behandlung mit Schulze'schem Gemische (900); *m*, Mittellamelle; *s*, Suberinlamelle; *g*, Zwischenlamelle; *c*, Celluloselamelle.

„ 2. *Platanus orientalis.* Querschnitt durch einige Korkzellen von dünnen Zweigen. Das Übrige wie in Fig. 1. (300.)

„ 3. *Platanus orientalis.* Querschnitt durch einige Korkzellen des älteren Stammkorkes. (300.)

„ 4. *Pelargonium zonale.* (300.) Zellen aus dünnem Querschnitte, der schwach mit Kalilauge erwärmt wurde; *s*, die ochergelbe, körnige Masse, die aus der Suberinlamelle entstanden ist; *c*, Celluloseschlauch; *m*, Mittellamelle.

„ 5. *Cytisus Laburnum.* (900.) Querschnitt durch zwei Korkzellen; *s*, *m*, *c*, wie früher.

„ 6. *Cytisus Laburnum.* (900.) Querschnitt durch eine Korkzelle aus einem dünnen Schnitt, der sechs Tage in concentrirter Kalilauge lag und dann nach Auswaschen mit Chlorzinkjod behandelt wurde; *c*, *m*, wie oben; d_1, d_2, d_3, drei Celluloseschichten aus der Suberinlamelle.

„ 7. *Cytisus Laburnum.* (900.) Behandlung und Bezeichnung wie in Fig. 6; Tangentialschnitt einer gezerrten, ziemlich weit nach aussen gelegenen Korkzelle des älteren Stammkorkes.

„ 8. *Pyrus Malus.* (900.) Zwei durch siebenstündige Einwirkung von concentrirter Chromsäure isolirte Suberinschläuche, mit Kalilauge behandelt. (Kalt.)

„ 9. *Platanus orientalis.* (900.) Bereitung wie bei Fig. 8, die wie diese Querschnitt ist.

„ 10. *Boswellia papyrifera.* (300.) Dünner, fünf Stunden lang mit concentrirter Chromsäure behandelter Querschnitt. Mittellamelle aufgelöst, und daher durch Trennung Intercellularräume entstanden (*i*); *c*, der zusammengezogene Celluloseschlauch; *s*, Suberinlamelle.

„ 11. *Ulmus effusa.* (900.) Querschnitt durch die Epidermis und die zwei äussersten Korkzelllagen; *c*,*A*, Cuticula; *M* und *C*, Mittellamelle und Cellulose der Epidermiszellen; *c*, *s*, *m*, wie oben. Die Lamellen sind theils schematisch eingezeichnet, theils so, wie sie nach kurzer Einwirkung von Kali sichtbar werden. In den Zellen a_1, a_1 sind die vereinigten $c+s$ abgelöst von der ursprünglichen Cellulosewand (*D*) der Korkinitiale.

„ 12. *Ulmus effusa.* (900.) Bezeichung: *J*, rothbrauner Inhalt; *H*, Haar, sonst Alles wie in Fig. 11.

Download from The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum

Fig. 13. *Boswellia papyrifera.* (300.) Querschnitt. Man sieht drei Lagen von Korkzellen, mit der dicken, meist aus reiner Cellulose bestehenden Celluloselamelle, und die Innenwände von zwei Phelloidzellen, mit den als Zacken erscheinenden quer durchschnittenen Verdickungsleisten. Die sehr dünnen Seitenwände sind zerrissen.

Tafel II.

Fig. 14. *Boswellia papyrifera.* (300.) Die Innenwandungen einiger Phelloidzellen, mit den leistenförmigen Vorsprüngen, die als Linien erscheinen.

„ 15. *Ulmus effusa.* (900.) Querschnitt durch den stark gezerrten Kork eines älteren Zweiges. Siehe Text, p. 90.

„ 16. und 17. *Betula alba.* (300.) Zwei Tangentialansichten, nicht mit Alkohol behandelt. Fig. 17, ganz innen entnommen, wo die Tangentialzerrung beginnt, und die Betulinkrusten eben in quere Stücke gesprungen sind; Fig. 16, weiter nach aussen, wo jene Stücke bereits ziemlich weit von einander gezogen sind. Die Betulinkrustenstücke sind dunkel gehalten.

„ 18. und 19. *Ulmus effusa.* (900.) Erstere stellt die Tangentialansicht einer Korkzelle aus Schichte 2 in Fig. 15 dar. Die Zelle ist mit ungetheiltem, homogenem, braunem Inhalte erfüllt. Fig. 19, ebenso aus Schichte 3; Inhalt quergetheilt.

„ 20. *Quercus Suber.* (Vergrössert etwa 400.) Radialschnitt mit einer Krystallzelle. Die Drüse, die in einem dichten Gebälke steckt, steht nahe der Innenwand.

„ 21. *Rubus odoratus.* (900.) Querschnitt durch ein Korkblatt, das aus einer mittleren, stark verkorkten und dickwandigen Korkzellage und zwei einschliessenden, dünnwandigen und braungefärbten Phelloidzelllagen besteht.

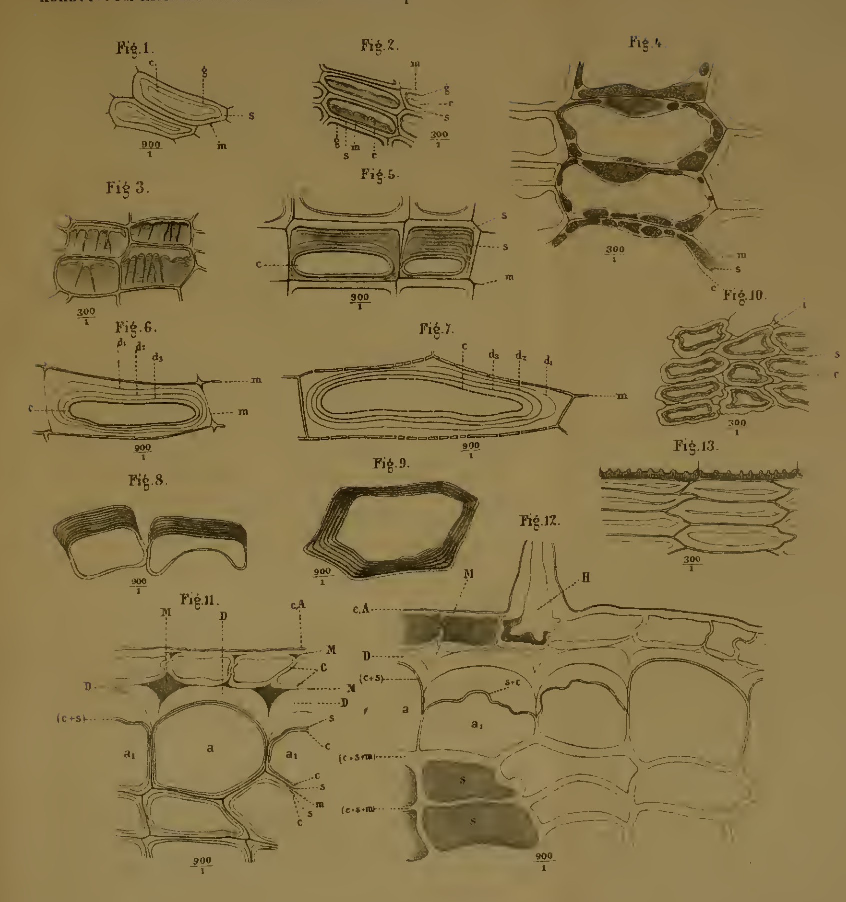
„ 22. *Viburnum Opulus.* (300.) Querschnitt durch das erstgebildete Periderm (De Bary). *E*, Epidermis; *P*, Phelloid; *K*, Kork; *R*, Korkrindenzellen; *w*, *rb*, *br. v*, und *g* bezeichnen die durch Einwirkung von Chlorzinkjod erzeugten Färbungen (weiss-farblos, rothbraun, braun, violett und gelb). Im Korke *K* sind die Lamellen angedeutet.

„ 23. *Melaleuca styphelioides.* (350.) Querschnitt durch ein Phellemstück aus älterer Borke, um einen rechten Winkel verdreht; *K*, Korkzell-, *p*, Phelloidzellreihe; *I*, Intercellularraum.

„ 24. *Salix purpurea.* (300.) Querschnitt durch die zwei äussersten Korkzelllagen (halbschematisch). *ae*, Aussenwand der ehemaligen Epidermis; *c*, *s*, *m*, wie gewöhnlich.

Sämmtliche Zeichnungen wurden mit dem Zeichenprisma entworfen.

ownload from The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentru





Download from The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum

ownload from The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentru

